398

Nachlaß von Prof. N. Malta

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. EINUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 121. BAND)

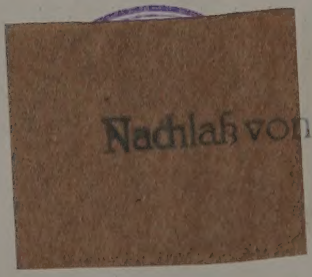
HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 150 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 10 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1927

1926:1544

ALLE RECHTE VORBEHALTEN



Inhaltsverzeichnis.

Seite

FEHÉR, DÁNIEL, Untersuchungen über die Kohlenstoffernährung des Waldes. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 316—333

GOEBEL, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 32. Induzierte Dorsiventralität bei Flechten. Mit 3 Abbildungen im Text 177—188

HEIL, H., Haustorialstudien an Struthanthusarten. Mit Tafel I—VI . . 40—79

JOHANSSON, NILS, Einige Versuche über die Einwirkung verschiedener Belichtung auf die vegetative Entwicklung von Raphanus sativus L. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 222—235

LUNDEGÅRDH, H., Die Ökologische Station der Hallands Väderö 1917 bis 1927. Mit 16 Abbildungen im Text und Tafel X . . . 189—221

LUNDEGÅRDH, H., Die Kohlensäureassimilation der Zuckerrübe. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . . 273—300

MONTFORT, CAMILL, Über Halobiose und ihre Abstufung. Versuch einer synthetischen Verknüpfung isolierter analytischer Probleme. Mit 21 Abbildungen im Text . . . . . 433—501

REINSCH, JOHANNES, Über die Entstehung der Ästivationsformen von Kelch und Blumenkrone dikotyler Pflanzen und über die Beziehungen der Deckungsweisen zur Gesamtsymmetrie der Blüte. Mit 9 Abbildungen im Text und Tafel VII—IX . . . . . 77—124

ROMELL, LARS-GUNNAR, Über die Bedingungen des Kohlensäuretransports zu den Chloroplasten. Mit 1 Abbildung im Text . . 125—156

SCHMUCKER, TH., Beiträge zur Kenntnis einer merkwürdigen Orchidee, Haemaria discolor Lindl. Mit 12 Abbildungen im Text 157—171

SCHWARTZ, W., Die Zygoten von Phycomyces Blakesleeanus. Untersuchungen über die Bedingungen ihrer Bildung und Keimung. Mit 5 Abbildungen und 14 Tabellen im Text . . . . . 1—39

STÅLFELT, M. G., Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 236—272

STOCKER, OTTO, Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Ein Beitrag zur experimentellen Ökologie und Geographie der Flechten. Mit 17 Abbildungen im Text . . . . . 334—415

TOBLER, FRIEDRICH, Die Entwicklung der Primärblätter bei Hedera helix L. I. Mit 17 Abbildungen im Text . . . . . 172—176

VALLIN, HERVID, Eine pflanzenökologische Vergleichung zwischen dem Erlenwald auf Hallands Väderö und Südwest-Schweden und dem Erlenwald neben den Kleinen Karpathen in der Tschechoslowakei. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . . 416—432

WALTHER, OSKAR A., Zur Temperaturabhängigkeit der Assimilation bei Vicia Faba. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . . 301—315

Tropenstipendium für Botaniker 188

Eingegangene Literatur 188, 502

Die Zygoten von Phycomyces Blakesleeanus.

Untersuchungen über die Bedingungen ihrer Bildung und Keimung.

Von **W. Schwartz**, Weihenstephan.

Mit 5 Figuren und 14 Tabellen im Text.

Die Bedingungen, unter denen die Zygoten der Mucorineen keimen, sind infolge der Schwierigkeiten, die einer experimentellen Behandlung dieser Frage entgegenstehen, nur ungenügend bekannt. Trotz vielfacher Versuche schon der älteren Mykologen beschränken sich die bisherigen Ergebnisse auf die Arten mit leicht keimenden Zygoten oder beruhen nur auf Zufallsbeobachtungen. Auch die sonst so ergebnisreichen Untersuchungen Blakeslees konnten über diesen Punkt keine Klarheit bringen. Abgesehen von dem Interesse, das eine Lösung der Keimungsfrage für die Biologie des Pilzes selbst besitzt, bildet sie auch die Voraussetzung zur Behandlung einer Reihe anderer wichtiger Fragen. Am Zygotenkeimling der heterothallischen Arten lassen sich die Verhältnisse der Geschlechterverteilung untersuchen, die nach Blakeslee in verschiedener Weise verwirklicht werden kann. Die Möglichkeit zu Vererbungsversuchen an Haplonten, wie sie von Burgeff bereits an Phycomyces vorgenommen wurden, könnte erweitert werden, und ebenso hat eine Vermehrung unserer Kenntnisse über den Kernphasenwechsel bei den Mucorineen ein Eindringen in die Keimungsphysiologie zur Voraussetzung. Nicht zuletzt wäre vielleicht auch ein Vergleich mit den Verhältnissen bei der Samenkeimung anregend.

Für eine eingehende Untersuchung der Keimungsbedingungen ist aus dem vorhandenen Material nur in einzelnen Fällen etwas zu entnehmen, da meist ein näheres Eingehen auf diese Frage nicht im Rahmen der betreffenden Arbeiten lag. Ehe man daran denken kann, schwer keimende Arten zu untersuchen, ist es daher zunächst nötig, Formen mit regelmäßig keimenden Zygoten zu wählen, wie Sporodinia grandis oder Phycomyces, um an ihnen Keimungsverlauf und Abhängigkeit der Keimung von äußeren Bedingungen zu studieren. Die gewonnenen

Unterlagen ermöglichen dann vielleicht auch eine Analyse der Keimung bei solchen Arten, deren Zygoten bisher nur unregelmäßig oder überhaupt nicht keimend gefunden wurden.

Für die vorliegende Arbeit dienten zwei aus Einspormyzelien gezogene Stämme eines Phycomyces, der nach Burgeff (1925) als Ph. Blakesleeanus bezeichnet werden muß. Mit der Frage nach der Keimung der Zygoten ist naturgemäß auch die Frage nach den Bedingungen ihrer Entstehung verknüpft; so ergab es sich, daß auch über diesen Punkt einige Versuche vorgenommen wurden.

A. Einfluß äußerer Bedingungen auf die Zygotenbildung.

Den Ausgangspunkt für diese Versuche bildete eine Beobachtung über das völlige Fehlschlagen der Zygotenbildung in etwa 18 Reagensröhrchen, die in der üblichen Weise geimpft und dann im dunklen Thermostaten bei 25° C aufgestellt worden waren (Nov. 1924). Als Substrat hatte Agar mit Würze von 16 Vol.-Proz. (spezif. Gew. = ca. 1,062) gedient.

Vier Tage nach der Impfung war bei normaler Sporangienträger-Entwicklung eine dicke, gelbe Kopulationslinie vorhanden. Über dieses Stadium kam der Kopulationsvorgang während der 28tägigen Beobachtungsdauer nicht hinaus. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die einzelnen Stadien meist als Progametangien, seltener nach Entstehung der Gametangien, stecken geblieben waren. An ihrer Spitze oder an der konvexen Seite hatten sich in vielen Fällen kleine Myzelien gebildet. Der Spitzenkontakt der beiden Kopulationsäste war geringer als normal, da sie an dieser Stelle eine auffällige Abrundung zeigten. Der Inhalt der Hyphen bestand fast nur noch aus zahlreichen gelben Öltröpfchen und unregelmäßig zusammengeballten Plasmamassen. Gelegentlich war es zu schwacher Dornenbildung und Dunkelfärbung an den Progametangien gekommen.

Orban hat ähnliche Erscheinungen beobachtet und abgebildet (1918). Über die Ursache vermag sie nichts sicheres anzugeben; sie vermutet, daß die fehlende Abplattung der Progametangien aneinander mit den osmotischen Eigenschaften ihres Nährbodens zusammenhing.

Die Pseudophoren der Zwittermyzele zeigen an ihrem Scheitel zuweilen in ähnlicher Weise Myzelbildung. —

Es schien in dem Ausgangsstadium also eine Hemmung der sexuellen Phase und teilweise Umstimmung zur vegetativen noch vor Ablauf eines normalen Sexualvorganges eingetreten zu sein, ohne daß zunächst ersichtlich war, wodurch sie hervorgerufen sein konnte. Theo-

retisch wäre diese Erscheinung dann von großem Interesse, wenn es gelingen würde, sie an den Gametangien homothallischer Formen hervorzurufen. Nachdem ein Versuch, auf andere Weise durch die Einwirkung von Adsorbentien in der Kopulationszone die Umstimmung auszulösen, keinen Erfolg gehabt hatte, wurden insgesamt drei Kulturserien im Reihenthermostat mit (meist quantitativ) verschieden zusammengesetzten Böden ausgeführt. Es lag nahe, gerade Substratkonzentration und Temperatur einer näheren Betrachtung zu unterziehen, da diese beiden Faktoren im Ausgangsversuch höher gewesen waren als sonst.

Reagensröhrchen mit je 9 ccm des schräg erstarrten Nährbodens dienten als Kulturgefäße. Das — Geschlecht wurde stets unten, das + Geschlecht oben geimpft. Dabei sollte der Abstand der Impfstellen möglichst immer gleich sein. Bei der zweiten und dritten Reihe bekam das — Geschlecht einen mehrstündigen Vorsprung zum Ausgleich seiner längeren Keimungszeit.

Je 3—4 Röhrchen von jedem Substrat kamen in die Thermostatenfächer, deren mittlere Temperaturen nachstehend ersichtlich sind. Die Heizung erfolgte mit Gas, Temperaturschwankungen ließen sich natürlich nicht vermeiden, schienen aber das Versuchsresultat nicht wesentlich zu beeinflussen.

Die Konzentration des Agars und der Gelatine betrug 1,5 bzw. 12%.

Thermostat Nr.	mittlere Temperatur
II	31,7° C
III	25,0
IV	22,4
V	21,2
VI	17,6
VII	13,0
VIII	8,1

Erste Reihe. Versuchsdauer 7. 3. 25 — 20. 3. 25.
Thermostaten II, III, V, VI, VII.

1. Agar + gehopfte[1]) Würze vom spez. Gew. 1,05
2. „ + ungehopfte „ „ „ „ 1,05
3. „ + „ „ „ „ „ 1,115
7. Gelatine + gehopfte Würze, sauer, vom spez. Gew. 1,05
8. „ + „ „ , alkalisch, „ „ „ 1,05

p_H war bei 1, 2, 3 etwa = 5,5, bei 7 = 5,1 und bei 8 = 7,3.

Zweite Reihe. Versuchsdauer 21. 3. 25 — 8. 4. 25.
Thermostaten II, IV, VI, VII, VIII.

9. Agar + Rapskuchen-Extrakt
10. „ + „ „ filtriert

1) Gewöhnliche Brauereiwürze.

11. Agar + ungehopfte Würze vom spez. Gew. 1,065
12. „ + „ „ „ „ „ 1,045
13. „ + „ „ „ „ „ 1,025
14. „ + „ „ „ „ „ 1,005

Dritte Reihe. Versuchsdauer 28. 3. 25 — 8. 4. 25.
Thermostaten II, IV, VI, VII, VIII.

15. Agar + gehopfte Würze vom spez. Gew. 1,030
16. „ + „ „ „ „ „ 1,020
17. „ + „ „ „ „ „ 1,010
18. „ + „ „ „ „ „ 1,002

Ergebnis.

Zunächst sollen die Erscheinungen in Thermostat II besprochen werden. Hier war die Temperatur (31,7°) bereits so hoch, daß die Sporen sich zwar einige Tage am Leben hielten, aber nicht mehr keimten. Überführung in III ermöglichte die Keimung. Wurden die Kulturen dann in II zurückversetzt, so trat nach kurzer Zeit eine Wachstumshemmung ein. Die Myzelien blieben jedoch zum Teil am Leben: kamen nämlich die Röhrchen nach Versuchsabschluß in die kühlere Zimmertemperatur, so bildeten sich noch nachträglich Zygoten (Substrat 1, 14, 15, 18).

Genauere Untersuchung während der Einwirkung der hohen Temperatur ergab ein niedriges, gelbliches Myzel. Beide Geschlechter berührten sich, Kopulationsversuche wurden aber nur selten gefunden (13, 14, 17), vereinzelt wuchsen die Kopulationsäste vegetativ aus (13). Die jungen Sporangienträger waren an ihrer Oberfläche reichlich mit Wassertropfen besetzt, die sich häufig von Plasmamassen getrübt zeigten, — wenn nämlich aus dem jungen Träger an seiner Spitze Plasma ausgetreten war (1, 2, 11, 12, 13, 15, 16, 17). Der Turgor des Trägers bleibt dabei zunächst erhalten. Am ausgeprägtesten war dies Verhalten auf den hohen Würzekonzentrationen. Orban beschrieb 1918 eine entsprechende Erscheinung von den Pseudophoren der Zwittermyzele und deutete sie als spontane Plasmoptyse. Burgeff (1924) sah sie ebenfalls als Abschluß der Pseudophorenbildung, fand jedoch, daß der Turgor auch nach dem Austritt des Plasmas erhalten bleibt. Uns interessiert hier nur das Auftreten an Organen des homokaryotischen Myzels unter den gegebenen Bedingungen. — Zur Annahme einer „vegetativen Amphimixis“ bzw. einer Kernvermischung auf dem Wege durch abortive Kopulationsanlagen (Burgeff 1924) liegt indessen kein Grund vor, da jedes Geschlecht für sich allein geimpft dasselbe zeigt und nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen

die tatsächliche Kerntrennung im + und — Geschlecht das wahrscheinlichere ist.

Um in den übrigen Thermostaten den Einfluß von Temperatur und Konzentration auf die Zygotenbildung zu erkennen, beschränken wir uns zunächst auf die Würzeagarröhrchen, die untereinander nur quantitative Unterschiede zeigen (spez. Gew. 1,115; 1,065; 1,050; 1,045; 1,030; 1,025; 1,020; 1,010; 1,005; 1,002).

Neben der Menge der Zygoten[1]) und dem Verhältnis derselben zu abortiven Kopulationsstadien läßt schon ihre Verteilung einen Schluß auf die Entstehungsbedingungen zu:

gleichmäßige Verteilung auf dem Substrat, flächen- oder linienhaft, spricht für günstige

Häufung am Rand des Substrates, Auftreten an den Glaswänden über der Substratoberfläche für ungünstige Bedingungen.

Bei gleicher Würzekonzentration ist die Verteilung in den wärmeren Thermostaten stets unregelmäßiger als in den kälteren. Ebenso nimmt die Menge der ausgereiften Zygoten mit fallender Temperatur zu, wenn man von den beiden niedersten Würzekonzentrationen absieht.

Auf den Gesamteindruck der Kultur ist in erster Linie die Würzekonzentration von Einfluß:

Hohe Konzentration. Üppiges Myzelwachstum. Ungeschlechtliche Vermehrung sehr lebhaft, die Träger bleiben jedoch zarter als normal (Würze 1,115). An Stelle der normalen Kopulationslinie finden sich dicke, gelbliche, verfilzte Myzelmassen. Niedere Temperatur wirkt nach dem normalen hin abschwächend.

Niedere Konzentration. Dünnere Bewachsung des Substrates. Die ungeschlechtliche Vermehrung ist schwächer, die langen Träger haben normale Dicke. Der Sexualvorgang verläuft ungestört; Filzbildung fehlt. Die Kopulationslinie ist jedoch dünner besetzt infolge der geringeren Nährstoffmengen. Bei höheren Temperaturen kommt es zu den Wuchsformen der vorigen Gruppe, aber in abgeschwächtem Grade.

Der Endzustand, wie er sich in der schließlich gebildeten Z.-Menge zeigt, stimmt nicht mit der Intensität des Sexualvorganges überein, vielmehr steigt diese mit der Würzekonzentration und der Temperatur bis zu einem Höhepunkt, der hier bei 22,4° C und 1,065 sp. Gew. der Würze lag, um dann wieder nachzulassen (Tab. 1).

1) Im folgenden mit Z. abgekürzt.

Es muß also die Menge der steckengebliebenen Kopulationsanlagen bei hohen Konzentrationen und Temperaturen höher sein als unter gegenteiligen Bedingungen. Ein Vergleich der einzelnen Entwicklungsstadien an aufeinanderfolgenden Tagen mit dem Endzustand bei Versuchsabschluß läßt diese Beziehung erkennen (Tab. 1 und 2).

Tabelle 1.

Kopulation auf Würzeagar am 6. Tag nach Versuchsbeginn.

Die Klammern bedeuten, daß die Kopulation ungleichmäßig erfolgt und die Kopulationszone ± stark von filzigem, gelben Myzel durchsetzt ist. Dunkelfärbung ist durch ●, Intensität der Kopulation durch ○, ○○ usw. angedeutet.

Nr.	Spez. Gewicht	II = 31,7°	III = 25°	IV = 22,4°	V = 21,2°	VI = 17,6°	VII = 13,0°	VIII = 8,1°
3	1,115	0	0 (○)?	—	0 (○)?	(○) ?	0	—
11	1,065	0	—	(○○○)	—	(○○)	(○○)	0
2	1,050	0	0	—	(○) ?	(◐)	(○○)	—
12	1,045	0 (○) ←[1])	—	(○○○)	—	(◐◐)	(○○)	0
15	1,030	0	—	(○○)	—	(●●)	◐–◐◐	0
13	1,025	0 (○) ←[1])	—	(○○○)	—	●	◐–◐◐	0
16	1,020	0	—	(◐)	—	(●●)	◐–◐◐	0
17	1,010	0	—	(◐)	—	●●	●●–●	0
14	1,005	0 (○) ←[1])	—	●●	—	●●–●●●	◐◐-◐◐◐	0
18	1,002	0	—	●	—	●	●	0

1) Vgl. Text S. 4.

Tabelle 2.

Übersicht über die Zygotenbildung auf Würzeagar bei Versuchsabschluß.

Die Menge der Z. ist durch ●, ●● und ●●● bezeichnet. Die Klammern bedeuten, daß die Z. unregelmäßig verteilt und reichlich (so daß es makroskopisch auffiel) mit gelben, abortiven Kopulationsanlagen vermengt waren.

Nr.	Spez. Gewicht	II = 31,7°	III = 25°	IV = 22,4°	V = 21,2°	VI = 17,6°	VII = 13°	VIII = 8,1°
3	1,115	0	0	—	0	(●)	0	—
11	1,065	0	—	0	—	(●●)	(●●)	(●●–●●●)
2	1,050	0	0	—	(●)	(●●)	(●●)	—
12	1,045	0	—	0	—	(●●)	(●●)	●●●
15	1,030	0	—	0	—	(●●)	●●●	●●●
13	1,025	0	—	0	—	(●●)	●●–●●●	●●●
16	1,020	0	—	(●)	—	●●	●●–●●●	●●●
17	1,010	0	—	(●)	—	●●	●●–●●●	●●●
14	1,005	0	—	●●	—	●●–●●●	●●–●●●	●●-●●●
18	1,002	0	—	●	—	●●	●●	●●

Endlich ist auch die Entwicklungsgeschwindigkeit verschieden: sie nimmt mit steigender Temperatur zu. Bei Myzelwachstum und vegetativer Vermehrung ist die Beziehung ohne weiteres deutlich, bei der geschlechtlichen Vermehrung wird sie teilweise durch die eintretende Hemmung verdeckt (Tab. 3).

Tabelle 3.

Ablauf der Sexualvorgänge in Abhängigkeit von der Temperatur. (Zeichenerklärung vgl. Tabelle 1 und 2.)

Tage:	3	4	5	6	12	Tage:	3	4	5	6	7	10	18
IV	0	◐	◐	●	●	IV	○	◐	◐	●●	●●	●●	●●
VI	0	○	●	●	●●	VI	0	○	◐◐	●●●	●●●	●●●	●●●
VII	0	0	○	●	●●	VII	0	0	○	◐◐	●●●	●●●	●●●
VIII	0	0	0	0	●●	VIII	0	0	0	0	○	◐◐	●●
Spez. Gew. der Würze 1,002						Spez. Gew. der Würze 1,005							

Tage:	3	4	5	6	12
IV	○	○	(○○)	(○○)	(○○)
VI	○	(◐◐)	(●●)	(●●)	(●●)
VII	0	0	○	◐◐	●●●
VIII	0	0	0	0	●●●

Spez. Gew. der Würze 1,030

Vergleicht man die Z.-Mengen, die schließlich auf den verschiedenen Nährböden von niederer bis mittlerer Konzentration in den kühleren Thermostaten gebildet wurden, miteinander, so ist auch unter diesen günstigen Verhältnissen eine Abhängigkeit vom Nährstoffreichtum in der Weise, daß größerer Nährstoffgehalt eine größere Anzahl von Z. entstehen ließe, nicht klar ersichtlich, obgleich doch eine solche Beziehung bei dem hohen Reservestoffgehalt der Z. naheliegt. Es könnte dabei jedoch die Wahl der Kulturgefäße eine Rolle spielen, da bei den Schrägagarröhrchen das Verhältnis von Substratoberfläche zu Substratvolumen für die erstere ungünstig ist.

Einige Worte noch über die ungeschlechtliche Vermehrung. Im Gebiet höherer Konzentrationen und Temperaturen erstreckte sie sich über einen größeren Bereich als die Z.-Bildung. Sie war bei den höchsten Konzentrationen am stärksten und erreichte zwischen 1,045 und 1,005 spez. Gew. überall ungefähr den gleichen Endzustand mit Ausnahme der kühlsten Thermostaten, wo sich stets ein Nachlassen zeigte (Tab. 4). Der Einfluß der Temperatur machte sich darin bemerkbar, daß dieser Endzustand verschieden schnell erreicht wurde.

Tabelle 4.

Stand der ungeschlechtlichen Vermehrung bei Abschluß der Versuche.

Die Intensität ist durch arabische Ziffern ausgedrückt.

Spez. Gew. der Würze	Thermostaten						
	II = 31,7°	III = 25°	IV = 22,4°	V = 21,2°	VI = 17,6°	VII = 13°	VIII = 8,1°
1,115	—	3—4	—	4—5	4—5	4—5	—
1,065	1—2 ←[1])	—	4	—	4—5	4—5	2—3
1,050	—	4	—	4—5	4—5	4—5	—
1,045	1—2 ←	—	3—4	—	3	3	2—3
1,030	1—2 ←	—	3	—	3	3	3?
1,025	1—2 ←	—	3	—	3	3	2—3
1,020	1—2 ←	—	3	—	3	3	2—3
1,010	1—2 ←	—	3	—	3	3	2—3
1,005	1—2 ←	—	3	—	3	2—3	2
1,002	1 ←	—	2—3	—	2—3	2—3	1—2

1) Vgl. Text S. 4.

Von quantitativen Versuchen mit Erntegewichtsbestimmungen wurde abgesehen, da die Schwierigkeiten auf festem Substrat und bei getrennter Behandlung der Z. zu groß sind. Außerdem hatten sich ja bereits durch die Methode des Abschätzens und Vergleichens genügend Anhaltspunkte für die Wirkungsweise der geprüften äußeren Faktoren ergeben.

Im einzelnen ist zu verschiedenen Konzentrationen noch folgendes zu bemerken.

3. Würze 1,115: In V zeigten sich auf der ganzen Oberfläche eigentümliche Umwachsungen der jungen Sporangienträger-Anlagen, besonders stark beim — Geschlecht. Wegen der Dichtigkeit der Sporangienträgerbildung ließen sich die Vorgänge der geschlechtlichen Fortpflanzung während des Versuchs nicht mit Sicherheit verfolgen. Nach 5 Tagen schien in III, V, VI eine stark verfilzte Z.-Linie vorhanden zu sein, reife Z. fanden sich bei Versuchsabschluß jedoch nur in VI.

11. Würze 1,065: In IV waren nach 3 Tagen bereits gelbe, filzige Kopulationslinien vorhanden, die aber stecken blieben, während in VIII erst nach 6 Tagen Kopulation beobachtet wurde.

2. Würze 1,050: Ein Vergleich mit gehopfter Würze vom selben spezifischen Gewicht ergab einen geringen Unterschied zugunsten der letzteren. Zwar entstanden in beiden Fällen Z. in größeren Mengen nur im kühlsten Thermostaten, doch war bei Hopfenzusatz die Verteilung regelmäßiger, die Z.-Bildung setzte auch schon in III ein.

18. Würze 1,002: Hier nähern wir uns der unteren Grenze der Z.-Bildung. Die Abhängigkeit von der Temperatur ist nur noch angedeutet. Von einer Steigerung der Z.-Menge in den kühlsten Thermostaten ist nichts mehr zu sehen, und die ab-

solute Menge — soweit sie einem Vergleich durch Schätzung zugänglich ist — steht hinter den Substraten 14 und 17 zurück.

Faßt man nochmals die Einflüsse von Konzentration und Temperatur zusammen, so ergibt sich folgende Übersicht:

	Hohe Würzekonzentration bis 1,115 spez. Gewicht aufwärts	Grenze um 1,025 spez. Gewicht der Würze	Niedere Würzekonzentration bis 1,002 spez. Gewicht abwärts
Hohe Temperatur bis 25° C aufwärts	Rasches Wachstum. Starke ungeschl. Fortpflanzung. Auffällig zarte Sporangientr. und viele Zwergsporangientr. bei 1,065 und 1,115 sp. Gew. Sexualreaktion bis 1,065 sp. Gew. steigend, dann schwächer. Die Kopulationsanlagen abortieren („Verfilzung"). Zygotenbildung 0.		Rasches Wachstum. Starke ungeschl. Fortpflanzung erst bei 1,002 sp. Gew. deutlich nachlassend Zwergsporangientr. bes. bei den beiden niedersten Konzentr. Sexualreaktion lebhaft. Kopulationslinie filzig. Zygotenbildung +.
Grenze etwa bei 21—23°			
Niedere Temperatur bis 8° abwärts	Langsames Wachstum. Starke ungeschl. Fortpflanzung bei 8° schwächer. Sexualreaktion lebhaft. Kopulationslinie filzig. Zygotenbildung +, besser als bei niederer Konzentration u. hoher Temperatur.		Langsames Wachstum. Ungeschl. Fortpfl. bei den niedersten Konzentr. und Temperaturen schwächer, dort wieder zahlreiche Zwergsporangienträger. Sexualreaktion verläuft ohne Störung. Zygotenbildung +, bis 1,005 sp. Gew. lebhaft, dann nachlassend.

Der Einfluß der verschiedenen Würzekonzentrationen kann durch den Nährstoffgehalt oder durch die osmotische Wirksamkeit bedingt sein. Wieweit diese beiden Faktoren nebeneinander wirken, soll an anderer Stelle behandelt werden. Desgleichen muß noch geprüft werden, ob die Temperaturwirkung unmittelbar oder mittelbar — durch Änderung der relativen Dampfspannung — erfolgt.

Die beigefügten Tabellen dienen zur Ergänzung des Gesagten, sie zeigen auch, daß in dem geprüften Bereich keine scharfen Grenzen, sondern allmähliche Übergänge vorhanden sind.

Ein Vergleich der Ergebnisse mit den zahlreichen Angaben, die sich in der Mucorineen-Literatur über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Fortpflanzung finden, soll ebenfalls an anderer Stelle erfolgen.

Nun bleiben noch einige Vergleichssubstrate zu besprechen.

Würzegelatine: Bei saurer Reaktion zeigten sich Myzelwachstum und ungeschlechtliche Fortpflanzung üppiger als auf irgend einem anderen Nährboden. Im Gegensatz zu Agar drang das Myzel tiefer in den Nährboden ein. Die Myzeldecke war dicker als auf Agar und gefaltet. In den Thermostaten V, VI, VII wurde der gleiche Endzustand erreicht, während in VIII auch bei Versuchsabschluß (nach 11 Tagen) die Sporangienträger-Bildung — besonders bei alkalischer Reaktion — nicht denselben Grad erreicht hatte. In VIII standen bei saurer Reaktion die Geschlechter nach 7 Tagen in Sexualreaktion, während sie sich bei alkalischer Reaktion noch nicht einmal berührten. Bezüglich der Z.-Bildung blieb die Würzegelatine hinter Würzeagar von demselben spez. Gew. zurück; die Z. waren auf die kühlen Thermostaten beschränkt (ganz vereinzelt in VI, ferner in VII und VIII), obgleich auch in V und VI die Kopulation lebhaft war. — Verflüssigung erfolgte erst in 2 Monate alten Kulturen und auch da fast nur bei saurer Reaktion der Würze.

Hefewassergelatine[1]) zeigte das Eindringen des Myzels in das Substrat noch stärker. Für Phycomyces ist Hefewassergelatine ungeeignet. Die Sporangienträger blieben zart und dünn. Z. fehlten bei alkalischer Reaktion vollständig und fanden sich bei saurer Reaktion wieder nur in den kühleren Thermostaten. Steckengebliebene, zuweilen inhaltsleere Kopulationsanlagen waren nach 12 Tagen in allen Thermostaten vorhanden. Dabei besaß das Myzel aber noch zahlreiche nicht entleerte Reservestoffbehälter. In VII und VIII hatten einige Progametangien ein Myzel gebildet, das aus kurzen, stark verzweigten Hyphen mit bräunlichen gegen das Ende zu verdickten Wänden bestand.

Rapskuchenagar: Sporangienträger zart, ähnlich dem Typus auf alkalischer Würzegelatine. Auf dem nicht filtrierten Boden erfolgte die ungeschlechtliche Vermehrung überwiegend durch Zwergsporangienträger, besonders in VII und VIII, die im anderen Fall fast vollständig fehlten. Sexualreaktion schwach; die Z.-Bildung war auf dem filtrierten Boden etwas stärker, aber auch da noch blieb sie vergleichsweise geringer als auf Würzeagar 1,065. — Nach früheren Beobachtungen verlaufen Sexualreaktion und Z.-Bildung lebhafter bei Aussaat eines Gemisches von + und — Sporen auf großer Oberfläche (500 ccm-Kolben). Abhängigkeit von der Art des Impfens hat auch Burgeff auf Mistagar beobachtet.

1) 10 g trockene Hefe mit 100 ccm Wasser $^1/_2$ Stunde gekocht. Überstehende Flüssigkeit nach dem Absetzen abgießen.

B. Die Keimung der Zygoten.

Bemerkungen über die Keimung der Phycomyces-Zygoten finden sich unter anderem in Arbeiten von Blakeslee (1906), Burgeff (1915) und Orban (1918). Blakeslees Z. keimten nach langen vergeblichen Versuchen schließlich nach einer Ruheperiode von 5 Monaten auf reinem Agar. Der Keimschlauch wurde ohne Verzweigung zum Sporangiophor[1]). Abkürzung der Ruheperiode gelang nicht. Bei Burgeffs Material trat die Keimung ebenfalls im Alter von 5—6 Monaten ein und ließ bei über 1 Jahr alten Z. wieder nach. Bei reifen Z. genügte 14tägiges Liegen auf reinem Agar, um die Keimung auszulösen. Nach einer brieflichen Mitteilung keimten Z. vom Dezember 1922 und März 1923 gleichzeitig im Oktober 1923, also nach dem 10. bzw. 7. Monat. Im Dezember — nach 12 bzw. 9 Monaten — war die Keimkraft fast vollständig erloschen. Burgeff hält einen Zusammenhang mit der Jahreszeit nicht für ausgeschlossen, da mehrfach im Herbst, nach der Sommerwärme, die Keimung einsetzte. Orbans Z. hatten die kürzeste Ruhezeit: Im Alter von etwa 3 Monaten wurden sie ausgelegt und nach 20 Tagen (Ende September) war die Keimung schon größtenteils erfolgt.

Da es nicht ausgeschlossen ist, daß erbliche Verschiedenheiten zwischen einzelnen Phycomyces-Rassen auch die Z.-Keimung beeinflussen, so wurde zu allen Versuchen — soweit nicht anders bemerkt — Impfmaterial von denselben auf Einspormyzelien zurückgehenden Stämmen genommen. Ferner mußte der Zeitpunkt festgesetzt werden, von dem aus das Alter der Z. gerechnet werden sollte, wenn auch natürlich im Vergleich zu der langen Ruheperiode einige Tage hierbei keine Rolle spielten. Der Tag, an dem die Z.-Linie sich dunkel färbte, diente als Ausgangspunkt für alle Berechnungen. Dagegen ist es wichtiger, daß bei der Entnahme aus älteren Z.-Röhrchen Z. nur aus der „primären Kopulationszone" genommen werden; es bilden sich nämlich zuweilen in den Röhrchen auch später noch Z., wenn der Agar schon anfängt, sich von den Glaswänden abzulösen. Hier könnte der Altersunterschied bei der Keimung schon eine Rolle spielen. Als Kulturgefäße dienten Reagensröhrchen (Schrägagarröhrchen), die innerhalb einer Reihe gleich groß gewählt, mit gleichem Würzeagar gefüllt, in gleicher Weise verschlossen (einfacher oder doppelter Wattestopfen) und unter gleichen Bedingungen aufbewahrt wurden.

Zur Untersuchung auf ihre Keimfähigkeit kamen die Z. in Petrischalen mit sorgfältig ausgewaschenem und in destilliertem Wasser

1) Keimung mit Keimsporangium gibt auch Morini (1896) für Phycomyces Pirottianus an.

gelösten Agar (1,5 %), nachdem sie zuvor unter dem binokularen Mikroskop von den Trägern befreit und in destilliertem Wasser mehrmals abgespült worden waren. Auch unter diesen Umständen lassen sich Infektionen von Schimmelpilzen oder Bakterien nicht ganz vermeiden, so daß es nötig ist, die Z. gelegentlich auf frischen Agar umzulegen. Stärker infizierte Schalen wurden überhaupt ausgeschieden. Das Umlegen ist auch bei älteren Schalen nötig, wenn der Agar auszutrocknen beginnt. Ein reines Gelosepräparat wäre im Gebrauch wesentlich angenehmer, im Handel scheint es leider nicht zu sein. Kieselsäure als Substrat kam nicht in Betracht, weil die Herstellungsweise mit Rücksicht auf den hohen Bedarf an Platten zu umständlich ist

I. Normaler Verlauf von Ruheperiode und Keimung.

Es bestehen Beziehungen zwischen dem Alter der Z. und dem Eintritt der Keimung. Um dieselben möglichst klar zu erkennen und ev. auch einen Einfluß der Dauer des Ausliegens auf Agar festzustellen, war es wünschenswert, wenigstens in einigen Fällen von einem einheitlichen Z.-Material fortlaufend in gewissen Zwischenräumen Z. auszulegen und in ihren weiteren Schicksalen zu verfolgen. Da die Ruheperiode bei Phycomyces ziemlich lang ist, dehnt sich eine solche Versuchsreihe über mehrere Monate aus, besonders, wenn man sie bis zum Erlöschen der Keimkraft fortführen will. Als Beispiel mag Tabelle 5 dienen. Die Keimungen sind in Prozenten angegeben, wobei die Prozentzahlen von einer zur anderen Durchsicht fortlaufend addiert wurden. Der Nullpunkt, von dem aus die Tage gerechnet werden, ist durch das Alter der Z. bestimmt.

Ein Überblick über die Tabelle zeigt, daß der Zeitpunkt des Auslegens nur von geringem Einfluß auf die Keimung ist; wesentlich ist das Alter der Z. Sind die Z. zu jung, so liegen sie längere Zeit auf dem Agar, sind sie bereits im keimfähigen Alter, so genügt eine kürzere Zeit, bis die ersten Keimungen auftreten. Der Ruhezustand ist also nicht eine Periode des latenten Lebens, aus dem die Z. von außen her — etwa durch Zuführen von Wasser — in einer bestimmten, stets gleichen mittleren Zeit erweckt werden können. Es verlaufen vielmehr, wie bei der Mehrzahl der Samen, in der ruhenden, äußerlich scheinbar unveränderten Z. bestimmte langandauernde Reaktionen, mag man sie nun Reifungsvorgänge oder sonstwie nennen, durch die der Eintritt der Keimung erst vorbereitet werden muß. Es ist noch unbekannt, inwieweit diese Vorgänge zu denen des Kernphasenwechsels — der Konjugution, Kopulation und Reduktion der Kerne — in Beziehung stehen.

Den Übergang in die diploide Phase kann man jedenfalls für die Keimungshemmung nicht verantwortlich machen, da nach Burgeff (1915) Konjugation und Verschmelzung der haploiden Kerne erst bei der Keimung erfolgen sollen.

Anscheinend kann bei sehr zeitig ausgelegten Z. eine Art „Frühkeimung" schon vor der Hauptkeimung eintreten. Tab. 5, Nr. 2, 3, 5, 14, 16, 19 sind Beispiele dafür. Die Erscheinung muß noch weiter untersucht werden; sie ist bemerkenswert als Analogie zum Verhalten der Samen vieler höherer Pflanzen. Im Z.-Röhrchen traten Frühkeimungen nicht auf.

Das Auslegen auf Agar ist nur insofern von Einfluß, als eine bestimmte Zeit verstreichen muß, bis die keimfähige Z. soviel Wasser von außen aufgenommen oder Stoffwechselprodukte ausgeschieden hat (es liegt nahe, die sich vollziehenden Veränderungen in dieser Richtung zu suchen), daß sie nun wirklich keimen kann. Die kürzeste Liegezeit, die überhaupt zur Beobachtung kam, betrug bei 301 Tag alten Z. zwischen 1 und 7 Tagen. —

Keimungen im Z.-Röhrchen wurden nicht beobachtet. Die Periode der lebhaftesten Keimung lag hier bei rechtzeitigem Auslegen der Z. zwischen dem 88. und 130. Tag. Nach dem 151. Tag ausgelegte Z. zeigten bereits ein Nachlassen der Keimkraft. Die Reifung ist also wie bei den Orbanschen Versuchen im 4. Monat erfolgt. Die Gesamtkeimung war mit 44 %[1]) im Durchschnitt ziemlich niedrig, was vielleicht ebenso wie das rasche Altern im Zusammenhang mit der relativ hohen Aufbewahrungstemperatur (22—25° C) der Z.-Röhrchen steht.

In einer anderen bei 17—20° aufbewahrten Reihe erreichte die Keimung im Durchschnitt 68 % (Tab. 6, Fig. 1). Die Hauptkeimung setzte wieder im 4. Monat ein, erstreckte sich dann aber über einen Zeitraum von etwa 223 Tagen. Erst Z., die älter als etwa 320 Tage waren, keimten unregelmäßig. Als Beispiel sei auf Fig. 3, Nr. 13a verwiesen. In anderen Fällen war das Keimungsvermögen schon völlig erloschen (Tab. 6, Nr. 2, 13b).

Zwei weitere Reihen zeigten die gleichen Keimungsverhältnisse, wie durch einzelne Proben festgestellt wurde.

Anders verhielt sich Z.-Material, das mir Herr Prof. Burgeff überlassen hatte. Hier vergingen bei Z., die erst im Alter von 357 Tagen ausgelegt wurden, noch zwei Monate, bis die ersten Keimungen zur Beobachtung kamen (vgl. Tab. 10). Diese Z. waren kühl aufbewahrt worden;

1) Unter Ausschluß stark infizierter Schalen berechnet.

Tabelle 5.

Lfd. Nr.	Alter der Zygoten am Tag des Auslegens	26. 5. 23	25. 6.	16. 7.	30. 7.	10. 9.	21. 9.	1. 10.
		23	53	74	88	130	141	151
1	5	.	.	.	.	.	.	.
2	7	.	.	5,9	11,8	47,2	.	.
3	10	.	.	7,7	.	46,2	.	.
4	13	.	.	.	.	32,4	.	.
5	15	.	.	12	.	48	8	.
6	21	.	.	.	.	37,5	.	.
7	23	.	.	.	.	15,4	.	.
8	25	—	.	.	.	31,4	.	.
9	27	—	.	.	.	21,1	.	.
10	28	—	.	.	.	19,5	3,9	.
11	30	—	.	.	.	38,7	.	.
12	32	—	.	.	.	40	.	.
13	34	—	.	.	.	7,1	.	.
14	36	—	.	6,4	.	41,6	3,2	.
15	38	—	.	.	.	30	3	.
16	41	—	.	3	.	48	3	.
17	43	—	.	.	.	20	.	.
18	45	—	.	.	.	39	3	.
19	47	—	.	4	.	48	4	.
20	49	—	.	.	.	20	.	.
21	51	—	.	.	.	61,6	.	.
22	53	—	.	.	.	32,4	.	.
23	55	—	—	.	3	66	.	.
24	59	—	—	.	.	40,3	.	.
25	61	—	—	.	.	52	.	.
26	63	—	—	.	.	32	.	.
27	65	—	—	.	.	16,7	.	.
28	67	—	—	.	.	50	.	.
29	69	—	—	.	.	36	.	3
30	71	—	—	.	.	32,4	.	.
31	73	—	—	.	.	52	.	.
32	75	—	—	—	.	25	.	.
33	77	—	—	—	.	34,6	.	.
34	81	—	—	—	.	25,2	.	.
35	83	—	—	—	.	40,7	.	3,7
36	85	—	—	—	.	33,3	.	.
37	135	—	—	—	—	—	.	7
38	135	—	—	—	—	—	.	14
40	149	—	—	—	—	—	—	.
42	151	—	—	—	—	—	—	.
45	152	—	—	—	—	—	—	—
55	217	—	—	—	—	—	—	—

Alter der Zygoten: 3. 5. 23.

13. 10.	28. 10.	29. 11.	13. 12.	31. 1. 24	24. 2.	16. 3.	Datum	bei den einzelnen Durchsichten auf Agar
163	178	210	224	273	296	318	Alter	
.	.	.	.	.	.	.		0
.	.	.	.		.	.		64,9
.	.	.	.	.	.	.		53,9
.	.	.	.	.	.	.		32,4
.	.	.	.	.	.	.		68
.	.	.	.	.	.	.		37,5
.	.	.	.	.	.	.		15,4
.	.	.	.	.	.	.		31,4
.	.	.	.	.	.	.		21,1
3,9	.	.	.	.	.	.		27,3
.	.	.	.	.	.	.		38,7
.	.	.	.	.	.	.		40
.	.	.			.	.		7,1
.	.	.	.	.	.	.		51,2
.	.	.	.	.	.	.		33
.	.	.	.	.	.	.		54
4	.	.	.	.	.	.		24
.	.	.	.	.	.	.		42
.	.	.	.	.	.	.		56
.	.	.	.	.	.	.		20
5,6	.	.	.	.	.	.		67,2
.	.	.	.	.	.	.		32,4
.	.	.	.	.	.	.		69
3,1	.	.	.	.	.	.		43,4
.	.	4	.	.	.	.		56
.	.	3,2	.	.	.	.		35,2
.	.	.	.	.	.	.		16,7
.	.	.	.	.	.	.		50
6	.	3	.	.	.	.		48
.	.	.	.	.	.	.		32,4
.	.	.	.	.	.	.		52
.	.	.	.	.	.	.		25
.	.	.	.	.	.	.		34,6
2,8	5,6	.	.	.	.	.		33,6
.	.	.	.	.	.	.		44,4
.	.	.	.	.	.	.		33,3
50,4	1,4	.	5,6	7	.	.		71,4
38,5	3,5	.	.	.	.	.		56
4	8	16	.	.	.	.		28
.	40	.	.	.	.	.		40
.	8	4	.	.	.	.		12
—	—	—	.	4,8	7,2	2,4		14,4
								Gesamtkeimung in %

außerdem mögen auch erbliche Verschiedenheiten das abweichende Verhalten mitbedingt haben.

Im günstigsten Falle kann also die Keimung bereits im dritten Monat nach der Entstehung der Z. beginnen. Die obere Grenze lag zwischen dem 12. und 15. Monat, wenn die Z. im 11. Monat ausgelegt wurden. Ein Vergleich von Tab. 5 und 6 zeigt, daß trotz gleichem Phycomycesmaterial und annähernd gleicher Zusammensetzung des Nährbodens wesentliche Unterschiede in der Lage dieser Altersgrenze vorkommen. Die Temperatur, bei der die Z.-Röhrchen aufbewahrt werden, beeinflußt vielleicht, wie schon erwähnt, die Vorgänge des Alterns. Von dem Feuchtigkeitsgehalt des Röhrchens, also mittelbar auch von

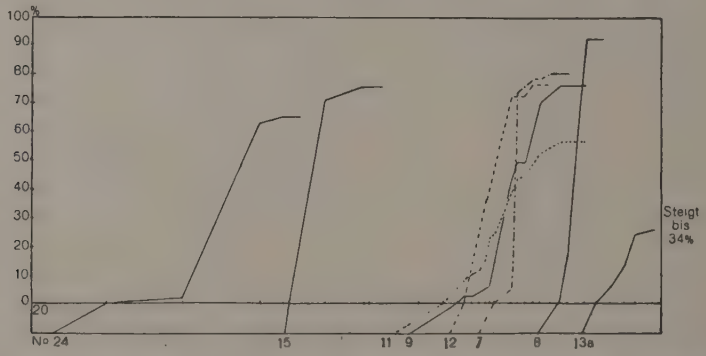


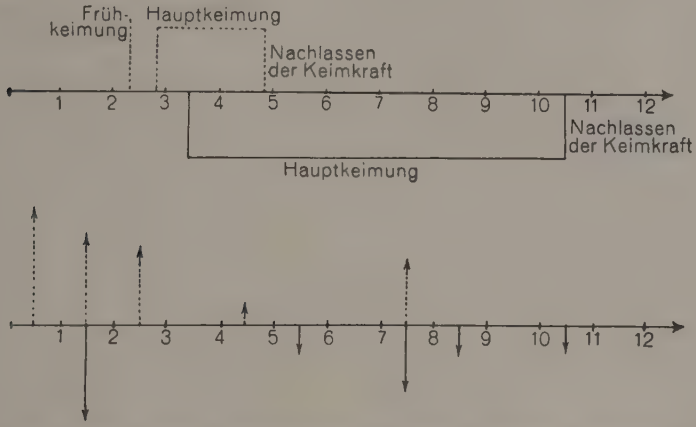
Fig. 1. Keimungsverlauf bei einem einheitlichen Zygotenmaterial. Alter der Z.: 15. 3. 24. Die Abszisse gibt das Alter der Z. in Tagen an. Um Platz zu sparen, beginnt sie erst mit dem 20. Tag = 4. 4. 24. Im übrigen sind nur die Tage durch Striche angedeutet, an denen die Petrischalen auf Keimungen durchgesehen wurden. Jede Linie entspricht dem Keimungsverlauf in einer Petrischale und beginnt mit dem Tag des Auslegens (vgl. dazu Tabelle 6). Die Ordinate gibt die Keimungen in Prozent an.

der Aufbewahrungstemperatur hängt es z. B. ab, ob die Z. im Röhrchen spontan keimen oder schließlich zugrunde gehen, wenn man sie nicht auslegt. Bei meinen Versuchen trat diese spontane Keimung, die stets erst wesentlich später als beim Auslegen auf Agar erfolgt, nur in den gut verschlossenen, kühl aufbewahrten und daher feuchteren Röhrchen Burgeffs auf. Durch Erhöhung der Feuchtigkeit in den Röhrchen kann ihr Eintritt beschleunigt werden (vgl. Abschnitt V, 11).

Die Regeln über den Einfluß des Ausliegens auf Agar, über die Lage der Keimzeit usw. lassen sich natürlich nur bei Betrachtung eines größeren Z.-Materials feststellen, da die äußeren Bedingungen, denen die Z. ausgesetzt sind, weder in den einzelnen Z.-Röhrchen noch in jeder einzelnen Petrischale jemals einander völlig gleich sein werden. Kleine

Abweichungen sind daher vielfach in den Tabellen und Figuren zu finden, so z. B. in Tab. 6, Nr. u. 118 (verspätete Keimung); Nr. 3 (vorzeitiges Erlöschen der Keimkraft). —

Bildlich lassen sich diese Verhältnisse in folgender Weise darstellen:



Im ersten Schema bedeutet die in Monate geteilte horizontale Linie das Alter der Z. Die Vertikalen grenzen die ungefähre Lage der für die Keimung wichtigen Punkte ab. Das zweite Schema zeigt, wie sich die Dauer des Ausliegens (vertikale Linien im Maßstab der Abszisse) bis zum Keimungsbeginn[1]) mit zunehmendem Alter der Z. ändert.

Ergebnisse aus Tab. 5: .....

„ „ „ 6, Fig. 1: _____

Man gewinnt aus dem zweiten Schema fast den Eindruck, daß eine gewisse Periodizität vorhanden ist in der Art, daß die Dauer des Ausliegens bis zum Keimungsbeginn bis zu einem Minimum fällt, dann wieder ansteigt und wieder abfällt, vorausgesetzt, daß die Feuchtigkeit im Z.-Röhrchen genügend vorhält und die Z. so lange keimfähig bleiben.

Das würde wieder eine Analogie zum Verhalten gewisser Samen bedeuten, nur mit dem Unterschied, daß da die Periodizität an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist (Aquilegia atrata, Rhinanthus hirsutus usw.). Damit hängt es auch zusammen, daß bei Kinzels (1913)

1) Sie wurde berechnet vom Tag des Auslegens bis zum Tag der letzten Durchsicht, bei der sich keine keimenden Z. fanden, dazu kam noch der halbe Zeitraum zwischen dieser Kontrolle und der nächsten, bei der die ersten Keimungen beobachtet wurden.

Tabelle 6.

Alter der Zygoten: 15. III. 24.

Nr.	Alter der Z. am Tage des Auslegens	10. 5. 24	17. 5.	29. 6.	12. 8.	25. 8.	28. 8.	18. 9.	10. 10.	13. 10.	10. 11.	24. 11.	2. 12.	5. 12.	9. 12.	12. 12.	16. 12.	19. 12.	22. 12.	30. 12.	5 1. 25	9. 1.	13. 1.	17. 1.	22. 1.	28. 1.	3. 2.	12. 2.	18. 2.	27. 2.	5. 3.	11. 3.	24. 3.	16. 9.	Datum	bei den einzelnen Durchsichten auf Agar
		55	62	104	147	160	163	183	205	208	235	249	257	260	264	267	271	274	277	285	290	294	298	302	307	313	318	327	333	342	350	356	369	454	Alter	
24	31	·	·	1	62	2	·	·	·	·	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	65
15	161	—	—	—	—	—	·	72	4	·	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	76
11	220	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	·	·	·	·	2,4	9,6	4,8	21,6	4,8	7,2	2,4	·	4,8	·	·	·	·	·	·	·	·	—	57,6
10	220	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	4,4	2,2	2,2	4,4	4,4	6,6	2,2	13,2	4,4	2,2	4,4	4,4	2,2	2,2	·	·	·	·	·	·	·	—	59,4
9	227	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	·	1,8	·	1,8	1,8	·	9	25,2	9	·	5,4	5,4	10,8	3,6	1,8	·	·	·	·	·	·	—	75,6
3	245	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	—	0
6	249	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	·	14,4	4,8	4,8	14,4	·	19,2	4,8	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	—	—	—	62,4
12	251	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	12	12	12	8	8	20	·	·	4	·	·	·	·	·	·	·	—	—	—	—	76
7	266	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	·	·	4,4	68,2	4,4	2,2	·	2,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	81,4
8	299	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	·	14,5	78,3	·	·	·	·	·	—	92 8
8 a	299	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	5,6	61,6	·	·	—	—	—	—	—	—	67,2
13 a	325	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	6	8	10	·	10	34
13 b	325	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	·	·	·	·	·	0
2	360	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	0
																																			Gesamtkeimung in %

Versuchen das Auslegen ins Keimbett die Periodizität nicht zum Verschwinden bringt, während sie beim Phycomyces nur dann kenntlich wird, wenn die Z. in verschiedenen Zeiten ausgelegt werden. Die verschiedene Dauer des Ausliegens bis zum Keimungsbeginn läßt sich aber auch bei den Samen dieser Pflanzen zeigen, wenn man eine Reihe von Versuchen in verschiedenen Monaten ansetzt[1]).

Eine genauere Prüfung müßte in der Weise vorgenommen werden, daß Auslegen und Kontrollieren der Z. auf dem Agar stets in gleichen Zwischenräumen erfolgen; wenn die angedeutete Periodizität wirklich besteht, müßte sie dann noch deutlicher hervortreten.

II. Beobachtungen über Veränderungen des Zygotenplasmas.

In jungen Z. finden wir nach der Verschmelzung der Gametangien ein dichtes Zytoplasma mit zahlreichen kleinen Öltröpfchen. Die Wand der jungen Z. ist noch brüchig, ein leichter Druck mit der Präpariernadel genügt, um sie zum Platzen zu bringen. Beim Übergang in die Ruheperiode erfolgt allmählich eine Entmischung, die Öltröpfchen fließen erst zu wenigen, schließlich zu einer einzigen großen Ölkugel zusammen. Gleichzeitig wird auch die Wand fest und ziemlich widerstandsfähig gegen Druck. Ehe sie sich bei mechanischer Beanspruchung eindrücken läßt, zerbricht sie. Vor der Keimung wird die Wand wieder brüchig, schon zu einem Zeitpunkt, wo der Zygoteninhalt noch keine Veränderungen erkennen läßt. Unmittelbar vor der Keimung ist dann eine Trübung zu bemerken: von außen nach innen fortschreitend wird die Ölkugel wieder emulgiert. An jungen Keimlingen ist oft eine verkleinerte Ölkugel durch die getrübten Plasmamassen hindurch noch sichtbar. Bei Keimlingen von 2—4 mm Länge trat bei Druck auf die Z. der zähflüssige Inhalt wurstförmig aus entweder dort, wo die Wand des Keimschlauchs in die Z.-Wand übergeht, oder an der Spitze des Keimschlauchs oder schließlich auch an der Außenseite zufälliger Krümmungen desselben.

In der gekeimten Z. sind nur noch geringe Plasmareste enthalten, oder sie ist ganz entleert.

Es waren z. B. junge Z. 24 Stunden nach der Dunkelfärbung noch so brüchig, daß sie sich kaum von den Suspensoren herunterpräparieren ließen. Sie hatten einen dichten, zähflüssigen Inhalt.

1) Sperlich hat in mehreren Arbeiten (1919—26) die Verhältnisse bei Alectorolophus (Rhinanthus) hirsutus eingehend untersucht.

Nach 6 Tagen war die Wand von normaler Beschaffenheit, das „Exospor“ ließ sich abschälen. Der Inhalt zeigte in Gestalt kleiner Öltropfen bereits Spuren der beginnenden Entmischung.

Nach 22 Tagen boten die meisten Z. bis auf geringe Trübungen des Plasmas das Bild des Ruhezustandes. Unter 30 Z. enthielten 22 eine große Ölkugel, 5 einige kleinere, 3 waren nachträglich entstanden und erst wenige Tage alt.

Keimung: Z. im Alter von 299 Tagen ausgelegt, waren nach 5 Tagen leicht getrübt und wurden zwischen dem 6. und 7. Tag undurchsichtig. Nach 12 Tagen traten die ersten Keimungen auf.

Eine Beschreibung der Vorgänge bei der Z.-Bildung und -Keimung findet sich auch bei Burgeff (1915), dort werden auch die Kernverhältnisse berücksichtigt.

Außer diesen Erscheinungen zeigten sich an den Z. schon im Röhrchen noch andere wichtige Veränderungen. Beim Präparieren fiel es auf, daß ein Teil der Z. in mehr oder weniger ausgeprägter Weise ohne Turgor war: die Wand der unverletzten Z. ließ sich mit der stumpfen Nadel eindrücken. Nach dem Abschälen des Exospors ergab sich, daß der Inhalt sich entweder nur durch eine leichte periphere, oft wolkige Trübung von dem einer normalen ruhenden Z. unterschied — oder schon stärker oder auch bereits vollständig getrübt war. In den ersten Minuten, während diese Z. beim Präparieren mit Wasser in Berührung kamen, ließ sich zuweilen ein rasches Fortschreiten der Trübung verfolgen. Abgesehen von der auffälligen Nachgiebigkeit der Wände — vergleichbar der eines schlecht gefüllten Gummiballes — war der erste Eindruck der, daß es sich um emulgierte, unmittelbar vor der Keimung stehende Z. handelte; die weitere Beobachtung ergab jedoch, daß alle diese Z. nicht keimungsbereit, sondern tot oder mindestens so stark geschädigt waren, daß sie später auf dem Agar abstarben. Diese Trübung ist demnach nicht die normale der Keimung vorangehende Emulgierung, sondern eine mit dem Absterben verbundene Ausfällungserscheinung, wie sie auch beim Fixieren der Z. zu sehen ist. Von etwa 800 solchen Z. keimte nach zum Teil monatelanger Beobachtung nicht eine einzige — im Gegenteil, es fiel auf, daß diese Z. zufälligen Infektionen in viel höherem Maße ausgesetzt waren als die normalen. Namentlich Bakterienkolonien entwickelten sich in vielen Fällen immer wieder um sie herum, ein Hinweis darauf, daß aus ihrem Inneren in hohem Maße Nährstoffe in das Substrat diffundierten. Dieses Verhalten ist vergleichbar der Anfälligkeit geschädigter Samen gegen

Keimbettinfektionen. Ebensowenig wie die infizierten keimten aber auch die steril gebliebenen Z. Zum ersten Mal wurde diese Schädigung an 103 Tage alten Z. festgestellt. Tabelle 7 zeigt, daß mit zunehmendem Alter der Z. das Mengenverhältnis der geschädigten zu den normalen zugunsten der ersteren verschoben wird, wenn auch einzelne Röhrchen natürlich Abweichungen von dieser Regel zeigen können.

Tabelle 7.

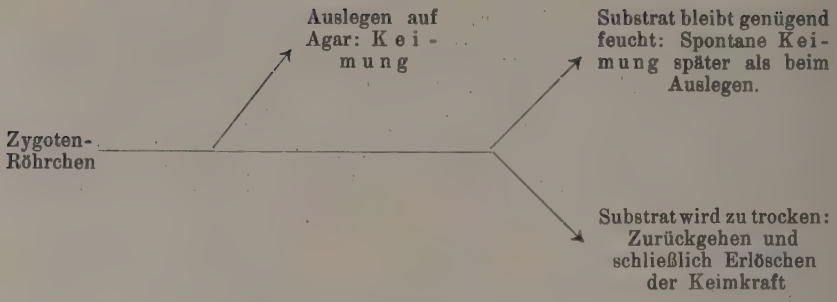
Verhältnis von geschädigten zu normalen Z. im Z.-Röhrchen bei verschiedenem Alter.

Versuchs-Nr.	Alter der Z. in Tagen	Verhältnis von geschädigten : normalen Zygoten	Keimung der normal. Z. in %
	60	0 : 100	
15	161	75 : 118 = 1 : 1,6	76
9	227	93 : 231 = 1 : 2,5	75,6
6	249	50 : 143 = 1 : 2,9	62,4
12	251	66 : 154 = 1 : 2,3	76
7	266	120 : 262 = 1 : 2,2	81,4
8	299	116 : 305 = 1 : 2,6	92,8
13b	325	82 : 0	0
13a	325	165 : 370 = 1 : 2,2	34
2	360	53 : 0	0

Dieselben Erscheinungen wurden übrigens auch an Z. von Rhizopus nigricans und Mucor Mucedo beobachtet.

Die Ursache der Schädigung scheint im Austrocknen des Nährbodens zu liegen, das durch eine relativ hohe Aufbewahrungstemperatur bei geringer Luftfeuchtigkeit beschleunigt wird. Nur während der eigentlichen Ruhezeit scheinen die Z. dagegen unempfindlich zu sein; danach steht der Einwirkung ungünstiger äußerer Faktoren nichts im Wege. Mit zunehmendem Alter der Kultur wird die Zahl der anfälligen Z. entsprechend dem Ansteigen der Keimungsbereitschaft immer höher. Der Trübung des Plasmas müßte als Ursache eine Erhöhung der Permeabilität vorausgehen; eine Schädigung ist in diesem Stadium zunächst nur am Nachlassen des Turgors zu erkennen. Permeabilitätsänderungen lassen sich, wie wir später sehen werden (vgl. Abschnitt IV), experimentell feststellen.

Drei Möglichkeiten bestehen also für das Schicksal der Z.:



III. Beeinflussung der Keimungsform durch äußere Bedingungen.

Die normale Keimungsform der Z. bei Phycomyces Blakesleeanus ist die Keimung mit Keimsporangium. Es ist auffällig, wie hartnäckig diese Art der Keimung unter verschiedenen äußeren Bedingungen festgehalten wird. Meist bildet sich nur ein Sporangienträger, der negativ geo- und hygrotropisch vom Substrat fortwächst und sich der Lichtquelle zuwendet. Kurz unterhalb des Sporangiums findet zuweilen eine Verzweigung statt, und der Seitenast, der sich in die Verlängerung des Hauptträgers einstellt, endet wiederum mit einem Sporangium. So ist das Verhalten auf reinem Agar. Übergießt man die Z. nach dem Auslegen mit eben noch flüssigem Agar, so daß sie vollständig eingeschlossen sind, so ändert das, abgesehen von einer geringen Verzögerung, an der Art der Keimung nichts: solange der Keimschlauch im Agar wächst, bleibt die Wand hell, der Teil über dem Agar ist wie gewöhnlich dunkelfarbig und endet mit einem Keimsporangium. Eine Verzweigung im reinen Agar unterbleibt auch dann, wenn die Petrischale umgedreht aufbewahrt wird und der Keimschlauch in den Agar hineinwächst. Liegen die Z. in destilliertem Wasser oder in Salzlösungen, so werden Sporangien gebildet, wenn es dem Keimschlauch gelingt, die Oberfläche der Flüssigkeit zu erreichen; im anderen Fall beginnt er, sich zu verzweigen, stirbt aber bald ab.

Abnorme Keimungen: Beim Auslegen in Leitungswasser und nach Vorbehandlung mit 0,1- oder 1%igen Lösungen von Rhodankalium traten bei einem Teil der Z. schwere Störungen im Keimungsverlauf auf. Es entstanden ein bis mehrere verzweigte, dicke, stark gewundene Keimschläuche, die vom Agar wegwuchsen (bzw. sich im Leitungswasser entwickelten). Das Längenwachstum war beschränkt, zur Sporangienbildung kam es meist nicht, da schon vorher das kleine Myzel abstarb. Zuweilen überwandt ein Ast die Hemmung und wuchs dann zu einem normal gebauten Sporangienträger aus. Das Weihenstephaner Leitungs-

wasser ist schwach alkalisch ($p_H = 7{,}3$); ein Versuch, die Störung durch Einwirkung alkalischer Salzlösungen (Na_2CO_3, Phosphatgemische) hervorzurufen, mißlang jedoch. Auch bei den KCNS-Z. trat sie nicht in allen Fällen und bei allen Z. auf.

Im folgenden werden wir ähnliches Wachstum bei Z.-Keimlingen finden, die auf Würzeagar zur Myzelbildung gezwungen wurden. Burgeff (1915) nennt hier die entstehenden diploiden Hyphen „Promyzel". Sie sind begrenzt wachstumsfähig, weil die diploiden Kerne unfähig zur Vermehrung sind. — Wie das Verhalten auf nährstoffreichem Substrat zeigte (vgl. S. 26), liegen bei den KCNS- und Leitungswasser-Z. die gleichen Verhältnisse vor. Nur bleibt es ungewiß, wodurch hier die Bildung des diploiden Promycels ausgelöst wurde, da ja in beiden Fällen — auch bei gleichem Alter der Z. — das Verhalten unter den gegebenen Bedingungen nicht einheitlich war. Dem Übergang in rascher wachsendes haploides Zwittermyzel bei den Burgeffschen Versuchen entspricht hier gemäß den herrschenden Bedingungen[1]) der Übergang in einen Sporangienträger mit Keimsporangium.

Verhalten auf nährstoffreichem Substrat.

Burgeff und Orban haben das Verhalten auf Malzextraktböden bereits benutzt, um zu Zwittermyzelien zu gelangen. Meine Versuche wurden auf Würzeagar oder -gelatine ausgeführt. Die jungen Z.-Keimlinge lagen frei auf dem Substrat oder wurden mit Agar- oder Gelatinestückchen bedeckt. Die Ergebnisse decken sich im ganzen mit denen Orbans, so daß sie nur summarisch angeführt werden sollen.

1. Z.-Keimlinge unbedeckt auf dem Substrat liegend. Junge Z.-Keimlinge bis zu 1 mm Länge abwärts setzten ihr Wachstum unter Aufkrümmung fort und bildeten ein Keimsporangium. Durch Umkehren der Petrischale ist daran nichts zu ändern; es überwiegt dann der negative Hygrotropismus und verhindert ein Eindringen der Spitze in das Substrat — wenn dies ausnahmsweise doch geschah, so starb der Träger ab. Nur einmal ging ein junger unverletzter Keimling unter Anschwellen der Spitze zur Bildung von Pseudophorenmyzel über.

Hatte der Keimling schon ein Sporangium angelegt, so wurde meist sympodial ein neuer Träger gebildet, der wiederum ein Sporangium entwickelte, oder die Sporen des ersten Sporangiums reiften aus und keimten. Verletzung der Spitze des Keimschlauchs hatte meist denselben Erfolg, gleichgültig, ob das Substrat nährstoffreich oder -arm

1) Z. frei auf reinem Agar liegend nach KCNS-Behandlung.

war: kurz unterhalb der Verletzung oder von der Z. ausgehend entstanden ein oder mehrere neue Träger. Durch wiederholte Entfernung der entstandenen jungen Sporangien und erneutes Umlegen auf den Würzeagar konnte nacheinander bis zu 4mal Sporangienträger-Bildung in sympodialer Verzweigung hervorgerufen werden, ohne daß sich Myzel gebildet hätte. Unter 10 Fällen ging nur einmal ein an der Spitze verletzter Keimling auf Würzegelatine zur Myzelbildung über.

Auch an abgeschnittenen und so von der Z. getrennten Keimschläuchen ist das Verhalten wechselnd. Einer wuchs unbeirrt weiter und bildete unter Aufkrümmung ein Sporangium, bei einem anderen

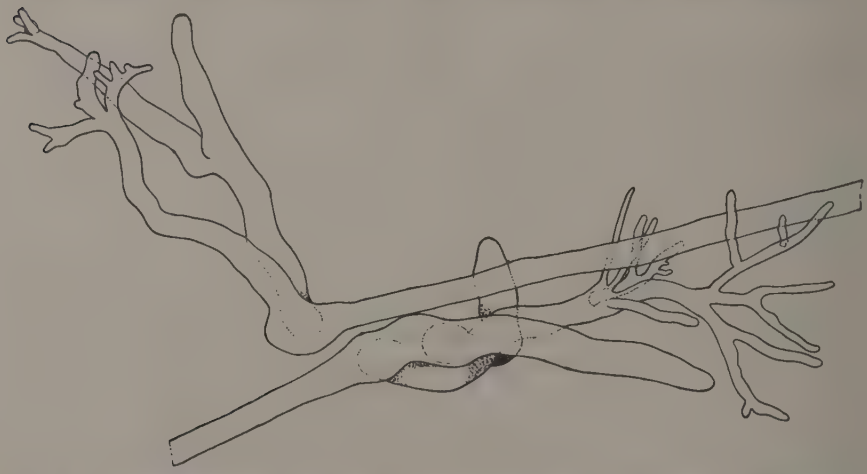


Fig. 2. Myzelregeneration an zwei Zygotenkeimlingen. 23 Stunden alt. (Zeiss, Obj. A, Ok. 4, 160 mm Tubuslänge; auf $^1/_2$ verkleinert.) (Vers. IX, B.) Übergang in haploides Myzel.

ließ sich die Aufkrümmung durch Umkehren der Platte verhindern, worauf von der Spitze aus Myzelbildung erfolgte. Ein dritter war an der Spitze beschädigt worden; aus seinem basalen Ende ging ein zarterer Träger von etwa dem halben Durchmesser hervor, der zunächst vom Substrat wegwuchs, aber nach erneutem Umlegen zur Myzelbildung überging.

2. Z.-Keimling mit Agar überdeckt. Die Spitze eines jungen, auf nährstoffreichem Substrat liegenden Keimlings wurde mit Würzeagar oder auch mit reinem Agar bedeckt. In der Mehrzahl der Fälle erfolgte von der Spitze ausgehend oder durch seitliches Auswachsen Myzelbildung; in den übrigen Fällen wuchs der Keimschlauch unter dem Agarstück durch, krümmte sich auf und bildete ein Sporangium —

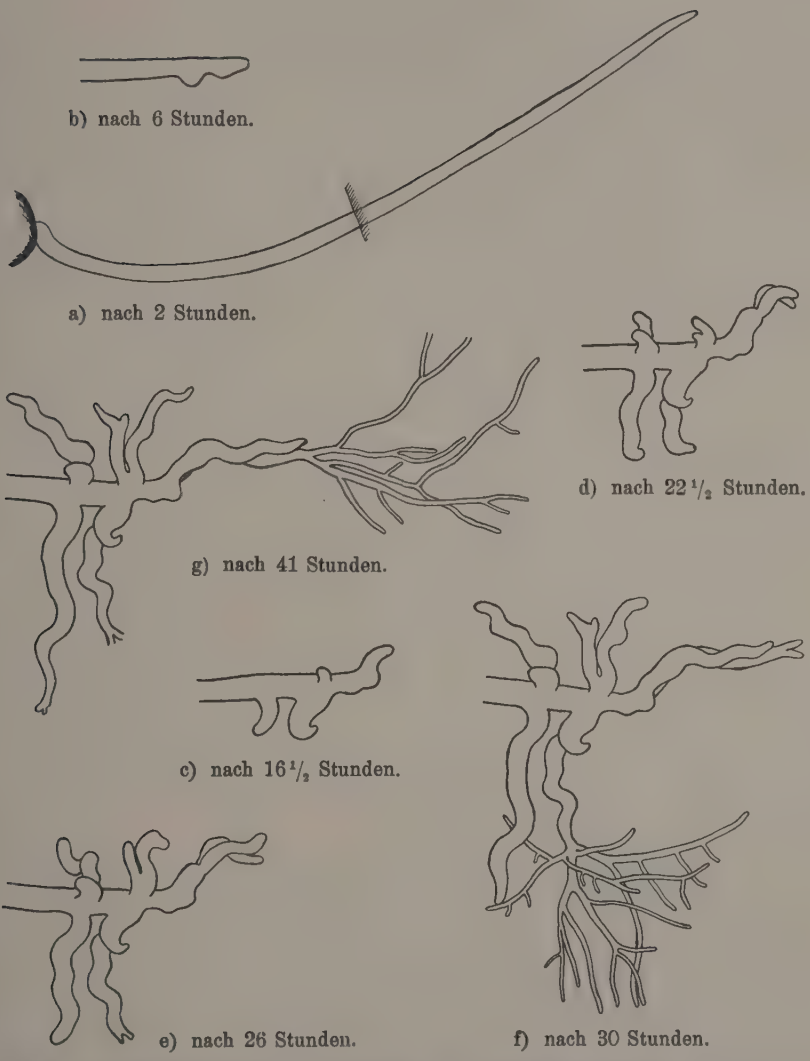


Fig. 3. Zygotenkeimling 4h nachmittags auf Würzeagar ausgelegt. Spitze mit Agar bedeckt; Petrischale umgekehrt aufbewahrt.

Grenze des überdeckenden Agarblockes.

(Optik wie bei Fig. 4; a auf 1/3, b—f auf 1/2 verkleinert.)

oder er starb ab, und dann entstand seitlich an dem nicht überdeckten Teil oder von der Z. ausgehend ein neuer Sporangienträger. Beim Überschichten mit Gelatine gelang der Versuch nur vereinzelt, viel

häufiger durchbrach der Keimschlauch die Gelatine und setzte sein normales Wachstum fort. Das Überschichten mit einem Agarblock hatte keinen Erfolg, wenn dabei die Spitze frei blieb.

Wir sehen also, daß auch unter günstigen Ernährungsverhältnissen die Sporangienträgernatur des Keimlings festgehalten oder nur widerwillig aufgegeben wird. Wenn ein Myzel entsteht, so wächst es anfangs nur langsam in der von Burgeff und anderen beschriebenen Weise; bei meinen Versuchen starb es meist ab und ging nur selten noch unter dem bedeckenden Agarblock mit starker Verzweigung in rascher wachsendes Zwittermyzel über (Fig. 2 u. 3).

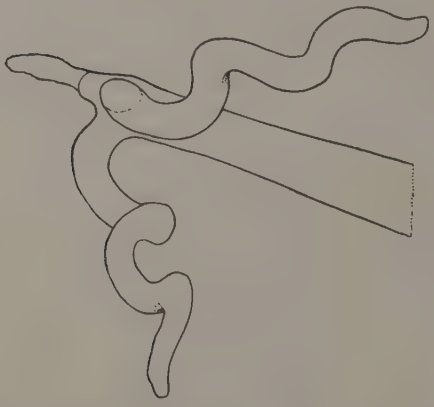


Fig. 4. Myzelregeneration an einem jungen — -Träger, dessen Spitze abgestorben ist. (Zeiss, Obj. A, Ok. 2, Tubus 170 mm; auf $^1/_3$ verkleinert.)

Abweichend war das Verhalten der erwähnten abnormen Keimlinge: soweit sie nicht abstarben, bildeten sie auf nährstoffreichem Boden auch ohne Überschichtung stets Pseudophorenmyzel. Der Zustand, der beim normalen Keimling erst in diesem selbst hervorgerufen werden muß, besteht hier schon vor oder bei der Keimung, so daß das Promyzel unmittelbar bei der Keimung auftritt.

Junge + oder — Sporangienträger zeigen wie die Z.-Keimlinge das Bestreben, sich aufzurichten und ihre normale Entwicklung durchzuführen, wenn man sie mit kleinen Stücken des Muttermyzels (etwa 1 qmm) oder nach Möglichkeit frei präpariert auf Würzeagar auslegt. Nur wenn man die Spitze mit Agar bedeckt, gehen sie zur Myzelbildung über unter ähnlichen Bildern[1]), wie sie die Z.-Keimlinge unter gleichen Bedingungen zeigten. Schließlich entsteht auch hier dünneres Myzel, das aber natürlich + bzw. — Charakter hat (Fig. 4 u. 5).

---

1) Von „Promyzel" kann man bei der Regeneration an + und — Trägern trotz äußerer Ähnlichkeit natürlich nicht sprechen. Dieser Begriff ist entwicklungsgeschichtlich definiert.

3. Z. auf nährstoffreichem Substrat keimend. Z., die erst nach Keimungsbeginn auf Würzeagar überführt werden, könnten durch die vorhergegangene Behandlung (Ausliegen auf Leitungswasseragar) in ihrer Keimungsform festgelegt sein. Daher wurden in einigen Fällen die Z. aus dem Röhrchen direkt auf Würzeagar oder -gelatine ausgelegt. Bis die Z. ganz frei von anhängenden Myzelresten oder Sporen sind, müssen sie immer wieder auf frische Platten umgelegt werden. Auch hier ergibt sich, daß die Mehrzahl mit Keimsporangium keimt, nur einzelne bildeten spontan Promyzel; vermutlich dann, wenn die Austrittsstelle des Keimschlauches zufällig dem Substrat zugekehrt war.

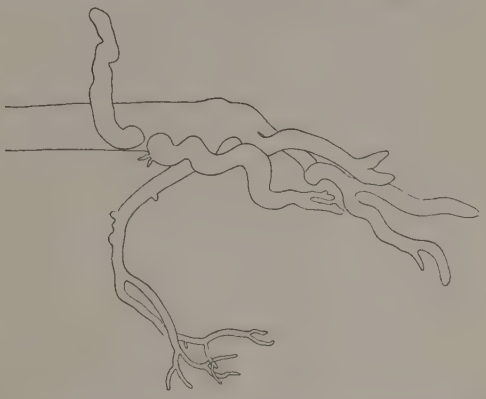


Fig. 5. Myzelregeneration an der Spitze eines jungen + - Trägers. (Zeiss, Obj. A, Ok. 2, Tubus 160 mm; auf $^1/_2$ verkleinert.)

Wie es kaum anders zu erwarten war, traten irgendwelche Sexualitätserscheinungen an den Z.-Keimlingen nicht auf — gleichgiltig, ob sie untereinander (vgl. Fig. 2) oder mit + oder — Myzelien kombiniert wurden.

IV. Physikalische Eigenschaften der Zygotenwand.

Unsere Kenntnisse über den Aufbau der Z.-Wand sind zusammenfassend dargestellt bei Lendner (1907). Hier genügt die Einteilung in ein „Exospor“ und ein „Endospor“, auf deren feineren Bau wir nicht eingehen wollen. Das Exospor läßt sich ohne Schädigung der Z. abschälen oder abkratzen. Eine Verletzung des Endospor ist dagegen gleichbedeutend mit dem Zerfall der Z. Da das Endospor durchsichtig ist, so ist der Inhalt geschälter Z. der direkten Beobachtung unter dem binokularen Mikroskop oder mit schwachen Mikroskopobjektiven zugänglich. — Über die chemische Beschaffenheit der einzelnen Schichten sind die Angaben weniger zahlreich; auch darüber findet sich einiges bei Lendner. In neuester Zeit hat R. Schmidt die Z. von Parasitella in dieser Hinsicht untersucht (1925).

Blakeslee ist es nicht gelungen, lebende und tote Z. voneinander zu unterscheiden, außer durch das Fehlen oder Eintreten der Keimung. Vor allem waren seine Versuche, die Plasmolyse als Hilfsmittel heranzuziehen, vergeblich. Wir haben in den „Ausfällungserscheinungen" bei gleichzeitigem Schwinden des Turgors bereits ein Zeichen des Absterbens kennen gelernt.

Legt man Z. im Alter von etwa $^1/_2$ Monat in Glyzerin, so tritt innerhalb weniger Sekunden starke Schrumpfung ein, die allmählich wieder ausgeglichen wird, wenn man die Z. in Wasser überführt. Die erste Annahme nach dieser Beobachtung, daß hier die Schrumpfung etwa infolge eines besonders innigen Zusammenhanges von wandständigem Protoplasma und Zellwand eine der Plasmolyse entsprechende Erscheinung sei und sich ebenfalls zur Unterscheidung toter und lebender Z. verwenden ließe, konnte bei weiteren Versuchen nicht aufrecht erhalten werden: Z., die mehrere Tage lang in Juelscher Flüssigkeit fixiert worden waren, wiesen nämlich das gleiche Verhalten auf. Man ist also zu der Annahme gezwungen, daß die Z.-Wand semipermeabel ist, und zwar muß mindestens das „Endospor" diese Eigenschaft haben, da die Beobachtung an geschälten Z. erfolgte.

Es erhob sich nun die Frage, ob etwa im Eintreten der Schrumpfung Unterschiede bestehen zwischen Z. verschiedener Altersstufen, ferner zwischen lebenden und toten Z. Das Ergebnis ließ vielleicht Schlüsse zu auf die Art, wie durch das lebende Plasma die Durchlässigkeit und damit auch die Beziehungen zur Umwelt reguliert werden.

Der Vergleich verschieden alter Z. untereinander und mit toten Z. im gleichen Medium ergab tatsächlich, daß hier vom Alter der Z. abhängige Gesetzmäßigheiten bestehen. Am geringsten war der „Permeabilitätswiderstand" bei toten Z., also nach völliger Aufhebung der Plasmawirkung. Demgegenüber zeigten junge Z. schon eine deutliche Steigerung. Mit zunehmender Entmischung des Plasmas nimmt der Widerstand weiter zu. Er erreicht seinen höchsten Stand während der Ruhezeit und wird im keimfähigen Alter wieder niedriger. Eine Schädigung durch zu große Trockenheit gibt sich nicht nur an der Trübung des Z.-Inhaltes und der Unregelmäßigkeit oder dem Ausbleiben der Keimung zu erkennen, sondern auch an der starken Herabsetzung des Permeabilitätswiderstandes, der nun wieder auf diejenigen Grade wie bei abgetöteten Z. fällt.

Die Prüfung erfolgte unter dem binokularen Mikroskop in chemisch reinem Glyzerin, das 1:1 mit frisch destilliertem Wasser verdünnt

worden war, in einigen Fällen auch in 50 %iger Glukoselösung. Die Z. wurden auf Objektträgern in einem Tropfen destillierten Wassers geschält und nun einzeln in einen großen Tropfen der Versuchsflüssigkeit überführt, nachdem zuvor das anhaftende Wassertröpfchen abgestreift worden war. Die geringen Wasserspuren, die noch an der Z. haften, können vernachlässigt werden, da es sich ja nicht um Grenzwertbestimmungen handelt. Das Eintreten der Schrumpfung wurde mittels Stoppuhr festgelegt.

In Tab. 8 sind je ein Einzelversuch in verdünntem Glyzerin und die Gesamtdurchschnittzahlen in diesem Medium angeführt. Die Zeit-

Tabelle 8.

Permeabilitätswiderstand in Abhängigkeit vom Alter der Z.
(Näheres im Text S. 29.)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Junge Zygoten		Z. während der Ruhezeit	Keimfähige Zygoten	Keimf. Z. schon z. Teil geschädigt.	Geschädigte Zygoten	Fixierte Zygoten		
	12 Tg. alt	22 Tg. alt					12 Tg. alt	Keimfähig	ruhend
	19	34	50	37	7	11	7	13	5
	13	25	44	51	35	6	8	8	7
	13	26	56	55	15	11	5	9	6
	14	31	49	9**	26	17	7	6	5
	22	27	60	28**	13	16	12	8	9
	19	25*	60	54	7	6	9	5	5
	15	34	50	65	34	8	7	5	7
	15	34	55	35	14	5	6	9	8
	22	25*	58	38	13	8	7	5	5
	27	38	54	52	22	9	8	10	5
Durchschnitt:	17,9	29,9	53,6	42,4	18,6	9,7	7,6	7,8	6,2
Gesamt-Durchschnitt:	17,4	28,2	76	42,9	13,5	7,4	7,9	7,5	7,4
Keimprobe mit Kontroll-Z. v. selben Material:	—	—	—	K. beginnt 5 Tage nach Auslegen u. erreicht 71%	K. beginnt 11 Tage nach Auslegen u. erreicht 40%	0	—	—	—

angaben wurden auf Sekunden abgerundet. Die Z. Nr. 1, 2, 3, 4 stammten vom selben Material. Das Plasma war bei 1 noch dicht, aber mit winzigen Öltröpfchen durchsetzt. Die Z. Nr. 2 hatten schon eine zentrale Ölkugel, leicht trübe waren nur noch die *. Bei 4 waren die ** wieder trübe aber turgeszent, sie standen daher wohl unmittelbar vor der Keimung. Die Z. Nr. 5 lagen vor der Messung von Myzel- und Suspensorresten befreit, aber ungeschält in einer trockenen

Petrischale. Die Kontrollen keimten bereits unregelmäßig, dementsprechend deutete auch der schwankende Widerstand gegen den Wasserentzug auf die teilweise Schädigung hin. Zu große Trockenheit hatte bei 6 eine spontane Keimung im Röhrchen verhindert und zum Absterben geführt. Der Widerstand fiel daher annähernd auf dieselben Werte wie bei den künstlich — durch Fixieren in Juelscher Flüssigkeit — abgetöteten Z. Nr. 7, 8 und 9. Bei diesen ist der Zeitpunkt des Abtötens für den resultierenden Permeabilitätwiderstand gleichgültig: der Zustand der Wände ist nach Ausschaltung der Plasmawirkung in allen Fällen derselbe.

Es fragt sich nun noch, welche Bedeutung der äußeren, abschälbaren Partie der Zygotenwand zukommt. Versuche, den Widerstand ungeschälter Zygoten zu bestimmen, ergaben stets höhere Zahlen als am geschälten Material. Der Eintritt der Schrumpfung läßt sich in diesem Fall jedoch nur ungenau feststellen, so daß die Differenz mindestens zum Teil auf die Unmöglichkeit einer genauen Beobachtung zurückzuführen ist. Im übrigen ist es aber durchaus wahrscheinlich, daß diese Schicht bis zu ihrer allmählichen Lockerung dem Stoffaustausch ein weiteres Hindernis entgegenstellt.

Über Semipermeabilität bei Samenschalen hat z. B. Rippel (1918) Mitteilungen gemacht. Es müßte noch untersucht werden, ob auch bei Samen ähnliche Beziehungen zum Alter vorliegen wie hier[1]). Die Regulierung braucht nicht unbedingt vom lebenden Plasma auszugehen, sie könnte auch mit langsam verlaufenden Änderungen des physikalischen Zustandes von Teilen der Samenschale (bzw. der Zygotenwand) — z. B. des Quellungszustandes — zusammenhängen. Diese zweite Möglichkeit wäre an sich auch bei Phycomyces nicht ausgeschlossen; die angewandte Art der Fixierung könnte ja gleichzeitig auch die Zygotenwände verändert und so etwa bestehende Altersunterschiede in der Beschaffenheit derselben verwischt haben.

Indessen spricht das Fehlschlagen aller Versuche, die Keimung ohne Rücksicht auf das Alter von außen her zu erzwingen, gegen diese Art der Regulierung.

---

1) Eine Notiz in einer Arbeit Denny s (1917) könnte darauf hindeuten: Messung der Durchlässigkeit an Samenschalen von Arachis hypogaea zeigte nämlich nicht unbedeutende individuelle Unterschiede. Leider fehlen Angaben, ob die Samen gleich alt waren — anderenfalls wäre es nicht ausgeschlossen, daß in den verschiedenen Osmometerwerten durch Altersunterschiede bedingte Durchlässigkeitsänderungen zum Ausdruck kommen.

Auch Kinzel scheint für die Samen einer Einwirkung äußerer Faktoren (z. B. von Frost und Licht) auf das Sameninnere, nicht auf die Samenschale, den Vorzug zu geben.

V. Versuche über die Einwirkung äußerer Faktoren auf die Keimung.

Die Aussicht, von außen her in den normalen Ablauf der Reifungsvorgänge eingreifen und die Keimung zu jeder Zeit erzwingen zu können, war nach allen bisherigen Erfahrungen von vornherein nicht groß. Viele vergebliche Versuche, die nur diesem Zweck dienten, können daher kurz abgetan werden. Auch hier besteht wieder eine Analogie zum Verhalten gewisser Samen: die Samen von Rhizompflanzen z. B. „sterben eher, ehe sie ihre Eigenart verzögerter und meist auch durch Frostwirkung kaum zu beschleunigender Keimung aufgeben“ (W. Kinzel). Größeres Interesse beanspruchen dagegen Versuche über den Einfluß allgemeiner Lebensbedingungen, wie Licht, Wärme, Feuchtigkeit auf die Vorgänge, die zur Keimung führen.

Rückschlüsse auf die natürlichen Verhältnisse sind uns bei Phycomyces Blakesleeanus leider verwehrt, da wir nichts über seine Herkunft wissen.

Zu jedem Einzelversuch wurden zunächst nur 30—50 Zygoten von bestimmtem Alter benützt. Schon bei diesen geringen Zahlen hätte sich eine günstige Beeinflussung mit Deutlichkeit gegenüber den gleichzeitig angesetzten Kontrollen auf reinem Agar zeigen müssen.

Die Einwirkung erfolgte entweder in Form einer Vorbehandlung der Z. im Reagensrohr oder durch Zusatz der Substanzen zum Agar. Derartige Versuche kranken in vielen Fällen daran, daß die beabsichtigten Wirkungen nicht rein erfolgen, sondern durch schädigende Nebenwirkungen, die sich schwer oder garnicht ausschalten lassen, überdeckt werden. So ist mit einer geplanten physikalisch-chemischen Beeinflussung auch stets eine unmittelbare chemische Wirkung verbunden.

1. Wirkung emulgierender Stoffe.

Kaprylsaures Na 0,95 — 0,001 %. Na_2CO_3 0,1—0,005 %.

2. Beeinflussung des Quellungszustandes durch Salze.

KCNS 0,01—1 %. $CaCl_2$ 0,1 %. $(NH_4)_2SO_4$ 0,1—1 %.

3. Fermente.

Pankreaslipase-Präparat: Hier schien die stets schädigende Wirkung durch einen zu hohen Glyzeringehalt bedingt zu sein, so daß Nachprüfung mit einem anderen Präparat nötig wäre.

Pepsin (Magensaft vom Schwein): In einem Fall erreichte nach $4^1/_2$ stündiger Einwirkung auf 29 Tage alte Z. die Keimung 91,7 %, bei der Kontrolle nur 68 %.

4. Gallensalze und Saponine.

Schweinegalle unverdünnt und bis 1:10 mit Wasser verdünnt. Saponin (Merck), Sapotoxin, Digitonin 0,1—0,001%.

5. Wasserstoffionen-Konzentration.

Untersucht wurde der Bereich von $p_H = 3$ bis $p_H = 9$ in Intervallen von 0,5 unter Verwendung von Phosphat- und Zitratgemischen nach Michaelis. Einwirkung auf die Z. während der ganzen Versuchsdauer in Esmarch-Schalen. Keimungen von $p_H = 3$ bis $p_H = 7$, also nur im sauren Bereich, aber überall weniger als in den Kontrollen mit destilliertem Wasser. Bei schwach alkalischer Reaktion (Leitungswasser, $p_H = 7{,}3$) war die Keimung abnorm (vgl. Abschnitt III). Kontrolle der p_H nach 42tägiger Versuchsdauer ergab wesentliche Änderung nur bei $p_H = 3$ 3,5 u. 4 (überall Erhöhung auf etwa $p_H = 4{,}9$). Die Größe der unvermeidlichen chemischen Nebenwirkungen könnte man sich durch Verwendung verschiedener Konzentrationen desselben Puffergemisches oder durch Darstellung desselben p_H mittels verschiedener Puffergemische veranschaulichen. Derartige Versuche wurden noch nicht ausgeführt.

6. Narkotika.

Dämpfe von Schwefeläther, Chloroform.

7. Schwermetallsalze.

$ZnSO_4$ 0,002 %. Tyrosinkupfer 0,01—0,001%.

8. Alkaloide.

Coffein (stets tödlich!) 0,001—0,1%. Strychnin (Nitrat) 0,001—0,1%.

9. Licht und Temperatur.

Über den Einfluß der Belichtung auf die Keimung findet sich eine Notitz bei Burgeff (1915), wonach Licht der auslösende Faktor für die Keimung ist. Dunkel gehaltene Z. keimten verzögert nach vorübergehender Belichtung beim Präparieren.

Blakeslee hat versucht, durch Frostwirkung die Ruhezeit abzukürzen, ohne einen Erfolg zu erzielen (1906).

Eine Beziehung der Jahreszeit zur Keimung ist ebenfalls schon erörtert worden, so von de Bary (1884) und Burgeff (1915). De Bary

äußert sich nur ganz unbestimmt, daß bei den Mucorineen Akkomodation der Keimung an eine bestimmte Jahreszeit zwar nicht allgemeine Regel ist, aber immerhin in manchen Fällen zutreffen mag. Burgeff glaubt, daß bei Phycomyces die Keimung in die Zeit nach der größten Sommerwärme fällt. Meine eigenen Versuche lassen im Eintreten der Keimung keine Beziehung zu den Jahreszeiten erkennen (Tab. 9). — Grade in diesem Punkt dürften die Verhältnisse bei den einzelnen Mucorineenarten ganz verschieden sein.

Tabelle 9.

Einfluß der Jahreszeit auf die Keimung.

Alter der Z.	Aufbewahrung	Keimungszeit	Durchschnittliche Keimung in %
Ende Januar 1924 .	Thermostat ± 20° C	Ende Mai bis Mitte September 1924	62%
Mitte März 1924 . .	Thermostat ± 19° C	Mitte Juni 1924 bis etwa März 1925	68%
Ende März 1924 . .	kühl und dunkel	Ende Mai bis Ende August 1925[1])	ca. 90%
Anfang Mai 1924 .	Thermostat ± 23° C	Anfang Juli 1924 bis Januar 1925	44%
Anfang August 1925	Thermostat ± 25° C	Beginnt Ende November 1925	

Über den Einfluß von Licht und Temperatur wurden mehrere Versuchsreihen ausgeführt, die alle dasselbe Ergebnis hatten. Der Einfluß der Belichtung war weniger eindrucksvoll, als es Burgeff gesehen hat. Er bestand nur in einer nach dem Alter der Z. verschieden starken Beschleunigung des Keimungsbeginnes. Nach kurzer Dunkelstarre keimten die verdunkelten Z. ebenso gleichmäßig wie die belichteten (Tab. 10 u. 11). Die Präparation erfolgte bei künstlicher Beleuchung, so daß sie mindestens während 4 Monaten vor ihrer Keimung nicht ans Tageslicht gekommen waren.

Tabelle 10.

Einfluß der Belichtung auf die Keimung.

Die Zygoten waren bei Versuchsbeginn (25. 3. 25) 357 Tage alt. — Die Z. der Reihe „dunkel/hell" wurden vom 445. Tag an belichtet. — Keimungen in %, fortlaufend addiert.

Alter in Tagen	357	367	420	441	445	454	461	466	477
Hell	—	·	1	27	27	80	97	98	98
Dunkel	—	·	·	·	·	2	2	58	94
Wechsel dunkel/hell	—	·	·	·	h →	13	75	95	99

1) Material Burgeff, spontane Keimung im Z.-Röhrchen August 1925.

Tabelle 11.

Einfluß der Belichtung auf die Keimung.

Versuchsbeginn 30. 3. 25. — Die Z. der Reihe „dunkel/hell" wurden vom 422. Tag an belichtet.

Alter der Z. in Tagen	30.3.25 362	374	390	408	424	431	436	447	457	464	470	477	483	485	518
hell	—	·	·	·	·	7	15	62	72	84	92	93	94	94	94
dunkel . .	—	·	·	·	·	·	6	63	76	91	93	94	94	95	95
dunkel/hell	—	·	·	·	h→	·	10	84	87	89	90	90	90	91	92

Die Z. zu diesen Versuchen hat mir Herr Prof. Burgeff überlassen. Ich erhielt sie im März 1925 lichtdicht verpackt[1]) und habe sie unter völligem Lichtabschluß im kühlen Zimmer aufbewahrt. Kontrollen mit lichtempfindlichem Papier und das Ausbleiben der phototropischen Krümmungen an den Keimlingen zeigte, daß die Aufbewahrung in allen Fällen einwandfrei war (sowohl bei den Z.-Röhrchen wie auch bei den zur Keimung ausgelegten Z.). Weitere Versuche sind im Gang, bei denen die Z. von ihrer Entstehung an bis zur Keimung verdunkelt bleiben werden, so daß auch die Möglichkeit einer frühzeitigen und lange nachwirkenden Beeinflussung durch das Licht ausgeschlossen wird.

Für gewöhnlich standen die Z.-Schalen bei Zimmertemperatur. Einige Parallelversuche mit höheren Temperaturen (30°) ergaben stets eine Schädigung. Belichtung ist dabei ohne Einfluß (Tab. 12). Zweifelhaft blieb dagegen die Wirkung einer kurzen Erwärmung beim Auslegen (etwa 10 Minuten bei 41—44°). — In einem Fall keimten so

Tabelle 12.

Einfluß der Temperatur auf die Keimung.

Zygoten bei Versuchsbeginn (24. 7. 25) 476 Tage alt.

HZ = hell ± 18° C HTh = hell ± 28° C
DZ = dunkel ± 18° C DTh = dunkel ± 28° C

Die Zygoten „DZ" standen vom 515. Tag an in diffusem Licht. Die Zygoten HTh und DTh wurden vom 510. Tag an bei Zimmertemperatur dem Licht ausgesetzt.

Alter in Tagen	476	488	494	500	507	513	515	548	558	565	576
HZ	—	5	21	46	62	78	87	92	92	92	92
DZ	—	.	2	14	36	36	53	94	94	94	94
HTh	—	.	.	.	.	.	.	56	63	66	66
DTh	—	.	.	.	.	.	.	40	40	40	41

1) Bis dahin waren sie in einem Holzkasten stehend in einem nicht vollständig lichtdichtem Schrank aufbewahrt worden.

behandelte Z. zu 56%, die Kontrollen zu 25%. Eine Wiederholung dieses Versuches gelang jedoch nicht. Vermutlich ist auch hier der innere Zustand der Z. der wichtigste Faktor. Das Material zu dem positiv ausgefallenen Versuch war schon ziemlich alt und keimte bereits unregelmäßig. Vielleicht hat in diesem Fall die Erwärmung als Reiz auf die schon nachlassende Keimungsenergie gewirkt. Ähnliches ist ja auch von Samen bekannt.

10. Trockenheit.

Aus den Angaben in der Literatur ist nur zu entnehmen, daß Austrocknen keine Voraussetzung für den Eintritt der Keimung ist. Die Widerstandsfähigkeit gegen zeitweise Trockenheit ist dagegen noch nicht endgültig geklärt. Blakeslee (1906) und Burgeff (1915) haben beobachtet, daß Z. von eingetrocknetem Agar nicht oder nur unregelmäßig keimen. Andererseits können die Z. ihre Keimfähigkeit behalten, auch wenn man sie von Myzelresten und Suspensoren befreit wochenlang in trockenen Petrischalen oder Reagensröhrchen aufbewahrt.

Nach dem, was in Abschnitt IV über die Durchlässigkeit der Z.-Wand gesagt wurde, schien es nicht schwer, eine Erklärung zu finden, wenn man nur das Alter der Z. bei Beginn und Ende des Austrocknens und die Lage der Keimzeit bei dem betreffenden Material beachtete. Fiel die Einwirkung der Trockenheit in die Ruheperiode, so würde sie voraussichtlich ohne Benachteiligung von den Z. vertragen werden; fiel sie dagegen in die kritische Zeit der Keimungsbereitschaft, so durfte man eine Schädigung erwarten. Die Versuche ließen indessen eine solche Beziehung nicht völlig eindeutig erkennen; bei beiden Gruppen traten eine Anzahl von Abweichungen auf, die eine nochmalige Nachprüfung erforderlich machen.

11. Auswaschen der Zygoten.

Namentlich bei älteren Autoren findet man öfters die Ansicht, daß durch Einlegen der Z. in Wasser und häufiges Wechseln desselben die Keimung zum mindesten begünstigt wird, was an sich verständlich wäre. So erzielte z. B. de Bary (1864/65) Keimungen bei Sporodinia grandis, bei der allerdings auch bloßes Auslegen auf Leitungswasser-Agar genügt, um die Keimung der Z. auszulösen. Brefeld (1872 u. 81) scheint bei seiner Methode, die bei den Z. von Mucor Mucedo, Chaetocladium Jonesii und Fresenianum, Piptocephalis Freseniana und Pilobolus anomalus Erfolg hatte, nur für die Einwirkung dauernd feuchter Luft gesorgt zu haben.

Die Wirkung des Auswässerns kann in zwei Richtungen liegen: einmal in der Zuführung von Feuchtigkeit, dann in der Entfernung schädlicher Stoffe, denen die Z. in der alternden Kultur ausgesetzt sind. Zu der zweiten Möglichkeit ist zu bemerken, daß solche hemmende Stoffwechselprodukte nach neueren Untersuchungen (Schmidt, 1925) nicht zu existieren scheinen, wenigstens was Myzelwachstum und ungeschlechtliche Vermehrung anbetrifft. Auch auf die Keimung kann von einem Einfluß solcher Stoffe nicht die Rede sein, da die Z. spontan in alten Zygotenröhrchen keimen können, in denen sie doch der Einwirkung aller aus dem Myzel herausdiffundierenden Stoffe ausgesetzt sind. Ihre Keimung läßt sich hier beschleunigen, wenn man in das etwa 16 Monate alte Zygotenröhrchen etwas Wasser (1 ccm) hineingibt, das hier sicher nicht auswässernd wirkt, sondern nur die Feuchtigkeit erhöht. Umgekehrt kann man auch nicht von einer Keimungsförderung durch diese Stoffe sprechen, da die Keimung im Röhrchen überhaupt erst gegen Ende der Keimperiode auftritt.

Bei Phycomyces könnte also höchstens eine Beschleunigung der Keimung durch Auswässern in Frage kommen. Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurden die Z. in Siebeimerchen oder Glastrichtern, die mit Filterpapier ausgelegt waren, der Einwirkung tropfenden Wassers ausgesetzt oder in Petrischalen mit (häufig gewechseltem) Wasser ausgelegt. Die Aufstellung erfolgte so, daß die auffallenden Tropfen nicht direkt auf die Z. trafen. Auf diese Weise lagen die Z. tage- oder wochenlang in einem sich ständig erneuerndem Wassertropfen.

Die Ergebnisse einer Versuchsreihe mit 227 Tage alten Z. sind in Tab. 13 dargestellt. Von einer Beschleunigung kann also in diesem

Tabelle 13.

Wirkung des Auswaschens auf die Keimung.

Bei Versuchsbeginn waren die Z. 227 Tage alt. Die Kontrollzygoten wurden nach dem Präparieren sofort auf Agar ausgelegt. Keimungen in %.

Alter der Zygoten in Tagen	227	253	256	259	263	266	270	273	276	284	289	293	297	301	305	310	316	321	330	336	345	359
I. Kontrolle . . .	—	.	1	4	6	7	9	9	13	48	54	56	64	70	76	77	78	79	79	79	79	79
5 Tage gewässert .	—	.	.	.	4	5	7	14	36	38	38	39	41	42	43	44	44	45	46	46	46	46
17 „ „	—	.	.	3	6	7	7	7	7	9	10	10	12	12	30	49	59	62	64	64	64	66
32 „ „	—	—	—	—	.	3	6	11	14	37	50	55	55	55	65	70	78	78	78	78	84	84
50 „ „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	13	15	20	43	52	57	62	64	64	64	64
II. Kontrolle . . .	—	—	—	—	—	—	.	.	.	4	72	76	78	80	80	80	80	80	80	80	80	80

Fall nicht gesprochen werden — im Gegenteil, fast scheint es, daß durch die Vorbehandlung die Keimung unregelmäßiger geworden wäre. Versuche mit Z. anderer Altersstufen zeigten dasselbe oder ließen keinen Unterschied gegenüber den Kontrollen erkennen (Tab. 14).

Tabelle 14.
Einfluß des Auswaschens auf die Keimung.
Versuchsbeginn 6. 8. 25. Keimungen in %.

Alter der Z. in Tagen:	(6. 8. 25) 488	495	499	507	509	542	552
Z[1]) auf Agar:	—	19	84	95	95	95	95
Z[1]) in destilliertem Wasser: .	—	16	79	95	99	99	100

Die Ergebnisse dieses Abschnittes lassen sich dahin zusammenfassen, daß die besten Keimungsbedingungen, auf reinem Agar, bei Temperaturen von etwa 18°C und in diffusem Licht gegeben sind. Auswaschen und Verdunkeln haben keine wesentliche Wirkung, ebenso ist die Jahreszeit ohne Einfluß. Eine Durchbrechung der Ruhezeit durch äußere Reize ist nie gelungen. Wir müssen also innere Bedingungen, die mit Alter und Reifezustand gegeben sind, als in erster Linie maßgebend für den Eintritt der Keimung ansehen. Die äußeren Bedingungen können die Keimung höchstens verhindern, aber nicht unabhängig vom Alter auslösen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Die Bildung der Z. wird beeinflußt durch die Temperatur und durch die Konzentration der zum Nährboden verarbeiteten Würze. Dabei fallen die Bedingungen für das Eintreten des Sexualvorganges und für die Ausbildung der Z. nur teilweise zusammen.

Die normale Keimung begann bei meinem Material nach einer Ruhepause von 3—4 Monaten und erstreckte sich über 12—15 Monate. Z., die beim Auslegen älter als 325 Tage waren, keimten nicht mehr.

Spontane Keimung im Z.-Röhrchen trat bei meinem Material nicht auf, vermutlich im Zusammenhang mit der ziemlich hohen Aufbewahrungstemperatur, die ein zu rasches Austrocknen des Substrates bewirkte.

Eine Schädigung der Z. (z. B. durch Austrocknen) ist daran zu erkennen, daß der Turgor nachläßt und der Z.-Inhalt eine zunehmende Trübung erfährt. Solche Z. gleichen bis auf den verminderten Turgor scheinbar den unmittelbar vor der Keimung stehenden, ihr Keimvermögen ist jedoch erloschen.

1) Z. vom März 1924 (Material Burgeff).

Die Z. keimt normal mit Keimsporangium. Diese Form der Keimung wird auch beim Überdecken mit Agar, beim Auslegen der Z. oder des jungen Keimlings auf nährstoffreiches Substrat und in Flüssigkeiten meist beibehalten.

Bildung eines Promyzels trat wie in den Versuchen Burgeffs und Orbans regelmäßiger nur dann auf, wenn der junge Keimling, auf Würzeagar übertragen, die Spitze des Trägers mit einem Agarstück überdeckt und die Petrischale verkehrt mit dem Deckel nach unten aufbewahrt wurde.

Spontan entstand Promyzel bei Z., die in Leitungswasser lagen oder mit Rhodankalium-Lösungen vorbehandelt waren.

Gewöhnliche + oder — Sporangienträger zeigen bei der Regeneration äußerlich ähnliches Verhalten wie die Z.-Keimlinge.

Unterbrechung der Ruhezeit der Z. durch äußere Reize gelang nicht. Innere Vorgänge regulieren also in erster Linie Dauer der Ruheperiode und Keimungsbeginn. Den äußeren Bedingungen scheint nur insofern ein Einfluß zuzukommen, als sie den Ablauf der Reifungsvorgänge verlangsamen oder beschleunigen können (Aufbewahrungstemperatur).

Durch Dunkelheit wird die Keimung schwach verzögert; das Endresultat ist jedoch das gleiche wie bei belichteten Z.

Dauernde Erhöhung der Temperatur auf etwa 30° hemmt die Keimung stark, gleichgültig, ob die Z. dabei hell oder dunkel gehalten werden.

Die Jahreszeit ist ohne Einfluß auf die Keimung.

Auswässern kann bei zu langer Dauer den Verlauf der Keimung unregelmäßig gestalten. Eine beschleunigende Wirkung gegenüber den Kontrollen fehlte.

Gegen Austrocknen scheinen die Z. nur unmittelbar nach ihrer Entstehung und nach Ablauf der Ruhezeit empfindlich zu sein.

Einen Maßstab für das Fortschreiten der Reifungsvorgänge bietet der Widerstand, den das Endospor der Z.-Wand dem Wasserentzug entgegenstellt. Dieser Permeabilitätswiderstand dürfte ein Maßstab für den Quellungsgrad der inneren Wandpartien sein.

Das Endospor toter Z. besitzt einen Rest von Semipermeabilität.

Der negative Ausfall aller Versuche, die Z. durch äußere Reize jederzeit zur Keimung zu bringen, deutet ebenso wie die Permeapilitätsverhältnisse toter Z.-Wände darauf hin, daß der Eintritt der Keimfähigkeit nicht an automatisch ablaufende physikalisch-chemische Prozesse in der Z.-Wand gebunden ist, sondern vom Zellinneren aus reguliert wird.

Gärungsphysiolog. Institut d. Hochschule Weihenstephan,
im Januar 1926.

Literaturverzeichnis.

De Bary, A., Beitr. zur Morphologie u. Physiologie der Pilze. I. Reihe: Abh. d. Senckenb. naturforsch. Ges., Bd. 5, 1864—65.

Ders., Vergleich. Morphologie u. Biologie d. Pilze usw. Leipzig 1884.

Benecke, W. u. Jost, L., Pflanzenphysiologie, Bd. 2. Jena 1923.

Blakeslee, A., F., Sexual reprod. in the Mucorineae. Science, N. S. 40, 1904.

Ders., Zygospore germinations in the Mucorineae. Ann. Mycologicae, Bd. 4, 1906.

Brefeld, O., Botanische Untersuch. über Schimmelpilze. Heft 1, 1872. Heft 4, 1881.

Burgeff, H., Untersuch. über Variabilität, Sexualität u. Erblichkeit bei Phyc. nitens K. Flora 1914 u. 15, N. F. 7 u. 8.

Ders., Untersuch. über Sexualität u. Parasitismus bei Mucorineen I. Botan. Abhandl. 4, Jena 1924.

Ders., Flora 1925, N. F. 18/19.

Denny, F. E., Permeability of certain plant membranes to water. Bot. Gaz. 1917, 63. (Referat Ztschr. f. Botanik 1920, 12.)

Kinzel, W., Frost u. Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart 1913, 15 u. 20.

Lendner, A., Les Mucorinées de la Suisse. Bern 1908.

Michaelis, L., Praktikum d. physikal. Chemie, 2. Aufl. Berlin 1922.

Morini, F., Note micologiche. Malphigia 1896.

Orban, G., Untersuch. über die Sexualität von Phycomyces nitens. Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1918, 36, 1. Abt.

Rippel, A., Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1918, 36.

Schmidt, R., Untersuch. über das Myzelwachstum der Phycomyceten. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1925, 64.

Sperlich, A., Phyletische Potenz (Sammelreferat). Fortschritte der Landwirtschaft, 1926, 1.

Haustorialstudien an Struthanthusarten.

Von Dr. **H. Heil.**

Mit Tafel I—VI.

Inhaltsübersicht.

Einleitung . . . . . 40—43
Monographie der Loranthaceen . . . . . 41—42
Studien an Loranthaceenhaustorien . . . . . 42—43
Material zur Arbeit . . . . . 42—43
Lebensweise unserer Struthanthusarten . . . . . 43—44
Zwei Typen des Haustoriums . . . . . 45—50
mit ausgebreitetem Saugfortsatz und Saugfäden . . . . . 45—47
mit keilförmigem Senker . . . . . 48—50
Entwicklungsgeschichte des Haustoriums . . . . . 50—66
Windestengel . . . . . 50—52
Kriechwurzel . . . . . 52—59
Entstehung aus dem Windestengel . . . . . 52—54
Primäres Wachstum der jungen Wurzel . . . . . 54—57
Sekundäres Dickenwachstum . . . . . 57—58
Verzweigung . . . . . 58—59
Verwachsung 59
Sekundäres Haustorium . . . . . 59—63
Anlage . . . . . 59—60
Verhalten des umgebenden Mutterwurzelgewebes . . . . . 60—61
Ausbildung . . . . . 61—63
Primäres Haustorium . . . . . 63—66
Wirkung auf den Wirt . . . . . 66—69
Mechanisches Eindringen und Lösen von Wirtssubstanz 66
Gummibildung . . . . . 67—69
Hypertrophie des Nährzweiges 69
Über die Morphogenie des Loranthaceenhaustoriums . . . . . 69—71
Ergebnisse . . . . . 71—72
Literaturverzeichnis . . . . . 73—74
Figurenerklärung . . . . . 74—76

Einleitung.

Eine Monographie der so anziehenden Parasitenfamilie der Loranthaceen zu schreiben, wäre noch durchaus verfrüht. Zwar besitzen wir in den Arbeiten von Heinricher — z. B. in der während vieler Jahre mit sorgfältigem Eifer durchgeführten Studienreihe über Arceuthobium Oxycedri — sowie in den Veröffentlichungen Tubeufs, in deren Mittelpunkt die Monographie der Mistel steht, und in einer ganzen Anzahl zum Teil ausgezeichneter kleinerer Arbeiten, ich greife nur die von Arens, Reiche und Mac Luckie heraus, reichlich Resultate von

Forschungen, die nicht zu den einfachsten gehören. Aber trotz alledem fehlt uns, wenn wir auch die älteren grundlegenden Arbeiten eines Solms-Laubach dazunehmen, noch eine solche Fülle von unbedingt erforderlichen Einzelheiten, daß wir es vorerst nicht wagen dürfen, die vielgestaltige Sippe der Loranthaceen von einem Gesichtspunkt aus, etwa dem phylogenetischen, der ja in bezug auf die Morphogenese wohl am meisten reizt, monographisch darzustellen [1]).

Das größte Interesse haben immer die Saugorgane der Loranthaceen erregt, die Haustorien. Und eine ganze Reihe neuerer Arbeiten widmen sich ihrem Studium. Melchior beschäftigt sich mit der Anatomie der Saugorgane von Viscum album und gibt bemerkenswerte Aufschlüsse über die Art der Verbindung zwischen Parasitensenker und Wirtstracheiden durch Tüpfel [2]). Über die morphogenetische Ableitung des Haustoriums läßt er uns aber im unklaren [3]). Über die Entwicklungsgeschichte des ersten Saugorganes, des primären Senkers, aus der Haftscheibe des jungen Mistelkeimlings berichtet uns Löffler an Hand seiner Beobachtungen. Die Keimung und erste Entwicklung des Haustoriums des auf Cereus lebenden Phrygilanthus aphyllus teilt uns in anziehender Weise Reiche mit. York gibt uns eine Beschreibung der haustorialen Organe von Phoradendron flavescens. Eine Arbeit, die in Beziehung zu unserer vorliegenden Studie beachtenswert ist, verdanken wir Arens, der eingehend das Haustorium von Loranthus sphaerocarpus beschreibt und uns besonders durch seine Abbildungen mit seinen Ergebnissen vertraut macht. Mit dem Haustorium des windenden Loranthus celastroides hat sich Mac Luckie beschäftigt und kommt nach seiner anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Studie zu dem Schluß, daß das Haustorium morphologisch von der Wurzel abstammt und auch physiologisch als Wurzel funktioniert [4]). Welche Beziehungen das Arceuthobiumhaustorium zum Wirtsgewebe hat und wie es sich genetisch ableiten läßt, behandelt meine Arbeit. Heinricher hatte von der europäischen Art Arceuthobium Oxycedri lebendes Material aus seinen hübschen Kulturen und konnte daran manches studieren, was das Alkoholmaterial nicht zuläßt, wie die feine Auflösung des Haustoriums in algenähnliche, chlorophyllhaltige Fäden [5]).

1) Eine Zusammenfassung des bis jetzt Bekannten über die Haustorialorgane nebst einigen neuen Feststellungen ist nach der Niederschrift dieser Arbeit von Sperlich erschienen.

2) Melchior, Fig. 8—15.

3) Melchior, S. 86, 4 u. 5.

4) Mac Luckie, S. 354.

5) Heinricher, S. 161ff. u. Fig. 4, 5, 8.

Einen weiteren Beitrag zur Loranthaceenforschung soll die vorliegende Arbeit bedeuten. Sie beschäftigt sich mit Vertretern aus dem Genus Struthanthus. Ausführliche neuere Arbeiten sind mir aus der Literatur über das Haustorium von Struthanthus nicht bekannt. Von älteren Arbeiten ist besonders die von Solms-Laubach zu erwähnen, der zwei Arten von Struthanthus als Beispiele dieser Loranthaceengruppe in seiner Studie bespricht[1]). Bei der genaueren Durchuntersuchung unseres Materials ergaben sich so viele interessante Einzelheiten und auch allgemein wichtige Gesichtspunkte, daß eine Sonderveröffentlichung über diesen Gegenstand geboten schien.

Den Untersuchungsstoff verdanke ich Herrn Geheimrat Schenck, der mir mit freundlicher Bereitwilligkeit seine aus Brasilien und Mexiko mitgebrachte Parasitensammlung großzügig zur Verfügung gestellt hat. Seine am Sammelort aufgeschriebenen Notizen über die Lebensweise unserer Parasiten ergänzen meine anatomische Arbeit vorteilhaft, so daß ich sie bei unserer Betrachtung mitverwende. Für das große Entgegenkommen und die schon so oft bekannte Bereitwilligkeit sage ich meinem verehrten Chef, Herrn Prof. Schenck, meinen tiefgefühltesten Dank.

In unserem Herbarium liegen acht brasilianische und zwei mexikanische Arten von Struthanthus. Von acht Arten, darunter auch von den beiden mexikanischen, haben wir Alkoholmaterial, das sich zum größten Teil für meine Haustorialstudien als geeignet erwies. Die Präparationsweise war im großen und ganzen dieselbe wie bei meiner Untersuchung über Arceuthobium, so daß ich darauf verweisen kann.

Im folgenden ist das von mir untersuchte Pflanzenmaterial, wie es in unserem Institut aufbewahrt wird, mit den dazugehörigen genaueren Angaben aufgeführt.

Aus Mexiko:

Herbar-Nr. 718	Struth. quercicola (Cham. et Schl.) Eichl. auf Hibiscus. Zacuapam leg. H. Schenck 28. 9. 1908. det. H. Krause.
Alkoholmaterial 718 b	Struth. quercicola auf Hibiscus.
728 b	„ „ „ Murraya exotica.
Holzsammlung 717 b	„ „ „ Ästen einer Komposite.
Herbar-Nr. 124	Struth. Deppeanus (Cham. et Schl.) Eichl. auf Crataegus mexicana. bei Station Alta Luz unterhalb Boca del Monte. leg. H. Schenck 14. 9. 1908. det. H. Krause.
Alkoholmaterial 124 b	Struth. Deppeanus auf Crataegus mexicana.

1) Solms-Laubach, S. 250ff. u. Taf. XXIV, Fig. 10, 13; Taf. XXV, Fig. 1.; Taf. XXVII, Fig. 4.

Aus Brasilien:

Herbar-Nr. 615 Struth. Schenckii Engler (affine Str. polyrrhizo) auf Guave. Blumenau, Prov. Sa. Catharina.
leg. H. Schenck 14. 10. 1886. det. A. Engler.

Alkoholmaterial 146 Struth. Schenckii auf Guave.
„ „ „ Citrus aurantium.
„ „ „ Nerium.

Alkoholmaterial von Struthanthus complexus? auf verschiedenen Bäumen. Blumenau.
leg. Schimper et H. Schenck 1886.

Herbar-Nr. 4171 Struth. marginatus Blume f. normalis Eichl. auf Sertaõ-sträuchern.
Garanhuns, Prov. Pernambuco.
leg. H. Schenck 18. 6. 1887. det. A. Engler.

Alkoholmaterial 676, 640, 661. Struth. marginatus.

Lebensweise unserer Struthanthusarten.

Nach den Schenckschen Aufzeichnungen läßt sich über die Lebensweise der mir vorliegenden Arten von Struthanthus etwa folgendes sagen:

Es handelt sich um Büsche, die parasitisch auf den Ästen ihrer Nährbäume leben. Diese können Urwaldbäume sein, in deren Kronen hoch oben die kleinen, scheinbar gabelig verzweigten Sträuchelchen eines Struthanthus vulgaris sich ausbreiten, oder auch Nutzpflanzen, die dann von gewissen Arten vollständig überwuchert werden. Struthanthus Schenckii Engl. ist z. B. ein solches schwer auszurottendes Unkraut, das bis in die Gärten vordringt, und da Kulturbäume, wie Citrus, Cinnamomum, Coffea, Rosa in nachteiliger Weise überzieht. Die dichten Parasitenbüsche hängen von den Nährästen herunter und treiben peitschenförmige lange Sprosse, deren Blattbildung weit hinter dem Wachstum des Triebes zurückbleibt. Die Enden greifen nun zum benachbarten Wirtsast über, umwinden ihn, Adventivwurzeln entstehen an günstigen Stellen, kriechen über den neu umschlungenen Zweig und treiben Senker in die Wirtsrinde. So entsteht ein neuer Schmarotzerbusch. Hängen die langen Sproßenden frei herab, ohne eine Stütze zu finden, dann können sie sich selbst umwinden und Wurzeln treiben, die an den Parasitenstengeln entlangkriechen. Dem vorerwähnten Struthanthus vulgaris fehlt diese Art der dünnen, windenden Triebe.

Aus den Sprossen können überall an beliebigen Stellen Wurzeln herauskommen, die dann auf dem Nährast kriechend weiterwachsen, entweder geradlinig oder ihn umwindend (Taf. I, Fig. 1). Dabei legen sich die reich verzweigten Wurzeln gelegentlich bei ihrem Längen-

wachstum übereinander oder laufen dicht gedrängt nebeneinander her. In diesen Fällen verwachsen sie häufig miteinander und bilden ein netziges Geflecht, das den Wirtszweig klammernd umgibt und oft ganz bedeckt. Nie ragt eine solche Wurzel frei in die Luft. Immer wächst sie der Stütze entlang mit ihrer zarten grünen Spitze voran. Weiter hinten umgibt sie sich mit bräunlicher Rinde und wächst allmählich ganz beträchtlich in die Dicke. Aus den Adventivwurzeln sprossen nach Schencks Beobachtung endogen angelegte, sich beblätternde Triebe an beliebigen Stellen hervor. Die Pflanze breitet sich also nicht nur durch die windenden, sich durch lange Internodien auszeichnenden Langtriebe, die die Äste der ganzen Nachbarschaft umschlingen, gewaltig aus, sondern vermehrt sich auch noch recht beträchtlich durch die aus den Kriechwurzeln entstandenen Adventivsprosse.

Was die Pflanze zum Parasiten macht, das sind die Senker, die in den Kriechwurzeln von Strecke zu Strecke angelegt werden und sich in dem Wirtsast verankern. Bei dem mir vorliegenden Material konnte ich entgegen der Angabe Englers nie mit Sicherheit feststellen, daß windende Stengel Haustorien entwickeln[1]). Das Haustorien tragende Organ stellte sich nach Untersuchung seines noch nicht in die Dicke gewachsenen vorderen Endes stets als Wurzel heraus, die allerdings durch das gewaltige sekundäre Dickenwachstum weiter hinten das Aussehen eines Stengels annehmen kann. Doch mag es sich vielleicht bei einigen der zahlreichen anderen, mir nicht vorliegenden Arten anders verhalten.

Die beerenartigen Scheinfrüchte werden von Engler in der Färbung weiß, gelbgrünlich oder rot angegeben[1]). In Schencks Notizen finde ich die Farbe der Frucht für Struthanthus vulgaris dunkel blauviolett, für Struthanthus marginatus anfangs rotgelb bis rot und zuletzt schwarz. Die Samen keimen nun überall und entwickeln sich auf ihren Wirten, ja auch auf Parasitenwurzeln zu Pflänzchen mit zwei Kotyledonen (Taf. I, Fig. 2).

Als Wirte gibt Engler dikotyle Holzgewächse an[1]). Ergänzend dazu wird es interessieren, daß mir von Ule eingelegtes Material vorliegt von Struthanthus marginatus, der Bambusstengel als Wirt umschlungen hat, Haustorien in sie treibt und sogar auf der monokotylen Nährpflanze fruktifiziert[2]).

---

1) Engler-Prantl, S. 179.

2) Struthanthus marginatus-Blume auf Bambus. Brasilien, Rio de Janeiro. leg. E. Ule VI. 1895.

Zwei Typen des Haustoriums.

Wenn wir an der Stelle, an der die über den Wirtsast dahinkriechende epikortikale Wurzel einen Senker in das Gewebe des Nährzweiges treibt, einen Querschnitt durch Parasitenwurzel und Wirtszweig legen, sehen wir, wie von der Mutterwurzel aus sich ein Haustorium im Wirtsinnern ausbreitet. Untersuchen wir eine Reihe von Struthanthusarten auf diese Weise, so können wir bald feststellen, daß es sich im wesentlichen um zwei Formen des Haustoriums handelt, die mit geringer Abweichung immer wiederkehren (Taf. II).

I. Unter sich ähnlicher Haustorienausbildung begegnen wir bei Struthanthus quercicola Eichl. (Taf. II, Fig. 4), Str. vulgaris Mart., Str. Deppeanus Eichl. und Str. marginatus Blume von unserem Material. Solms-Laubach bildet diesen Typ auf Taf. XXIV, Fig. 10 und Taf. XXV, Fig. 1 seiner Veröffentlichung „Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen" ab und hält die dazugehörige Pflanze für Struthanthus elegans Eichl.[1]). Wir beobachten hier, wie jedesmal ventral an der Kriechwurzel ein plattenförmiger, in die Längsachse des Stammes gerichteter Teil die Wirtsrinde nach dem Holze zu durchsetzt. An der Grenze zwischen Nährholz und Nährrinde verbreitert sich dieser bisher geschlossen erscheinende Haustorialteil nach beiden Seiten und wächst nun nicht mehr in radialer Richtung durch den Wirt, sondern tangential. Das Haustorium umgreift also jetzt den Holzkörper zangenartig. In diesem tangential ausgebreiteten Teil, in der mit Solms-Laubachs Terminologie als Saugfortsatz[2]) zu bezeichnenden Partie, bilden sich meristematische Gewebskomplexe, die die umgebenden parenchymatischen Haustorialzellen durch ihre Ausdehnung zusammendrücken, was in Form von zusammengepreßten Zellreihen, den sogenannten Trennungslinien[2]), in Erscheinung tritt. Aus diesen sekundären Kernen, wie sie Solms-Laubach nennt[3]), entwickeln sich an der Wirtsholzgrenze langgestreckte Zellen, die wie Schläuche in das Wirtsholz eindringen und dieses büschelig durchsetzen. Es sind die Saugfäden, die Haarzellen des Saugfortsatzes[4]).

Das Innere des ganzen Haustoriums wird durchzogen von einer ziemlich geschlossenen Gruppe von Gefäßelementen. Solms-Laubach nennt diesen recht deutlich abgegrenzten Teil den Haustorialkern[5]).

1) Solms-Laubach, S. 250, 274, 275.
2) Solms-Laubach, S. 250.
3) Solms-Laubach, S. 274.
4) Solms-Laubach, S. 251.
5) Solms-Laubach, S. 250.

Natürlich kommen von diesem Typus allerhand Abweichungen vor. Struthanthus Deppeanus läßt die Zweilappigkeit des auf dem Wirtsholz aufliegenden Haustorienteils nicht mit der geschilderten Deutlichkeit erkennen. Hier ist das Verbindungsstück von Mutterwurzel nach Saugfortsatz gedrungen dick, so daß dieser als Fußteil des ganzen Haustoriums nicht besonders in Erscheinung tritt. Das Wachstum der beiden Saugfortsatzlappen kann auf der einen Seite gehemmt werden. Dann treten im Querschnitt unsymmetrische Bilder auf. Und das ist bei der Mannigfaltigkeit des verschieden festen Wirtsmaterials, in das der Parasit eindringt, gar nicht zu verwundern. Die Gestalt der Saugfäden könnte zu mehreren Untertypen Anlaß geben. Da finden wir, wie z. B. bei Str. Deppeanus und besonders bei Struthanthus vulgaris außerordentlich lange, dünne Schläuche in schmalen Reihen zu wenigen weit in das Holz vordringen. Hingegen sind die Saugfäden bei Str. quercicola viel gedrungener und mehr büschelig angeordnet auf dem Querschnittsbild. Der dazugehörige Längsschnitt zeigt, daß es sich nicht um quastenartige Büschel handelt, sondern daß die Saugfäden meist in einer in der Richtung der Zweiglängsachse laufenden Reihe nebeneinander stehen, etwa wie die Fransen am Rande eines Tuches.

Aber nicht nur bei den verschiedenen Arten verhält sich das Haustorium verschieden, sondern auch bei ein und derselben Art, wenn die Bedingungen der Umgebung verschieden sind. Bei Str. quercicola haben wir den Eindruck, daß sich das Haustorium in einem Wirt wie Hibiscus, also in einem relativ weichen Material, fladenförmig ausdehnt unter Beibehaltung des Unterschiedes Haustorialhals und Saugfortsatz (Taf. II, Fig. 4). Noch deutlicher wird diese Unterscheidung, wenn die Rinde der Nährpflanze mächtig in die Dicke wächst. Bei solchen älteren Haustorien streckt sich die Platte, auf dem Querschnitt als schlankes Verbindungsstück zwischen Kriechwurzel und Saugfortsatz erscheinend, sehr in die Höhe und gibt eine viel bessere Gliederung der Haustorienteile. Anders, wenn Str. quercicola einen Wirt von langsamem Dickenwachstum und festem Holz besiedelt, dessen Rinde in verhältnismäßig dünner Schicht den Holzkörper umgibt. Mir liegt der Fall von Str. quercicola auf der Rutacee Murraya exotica vor. In der schwachen Wirtsrinde kann sich hier das Haustorium nicht weit ausbreiten. Es bildet langsam den Saugfortsatz tangential um den Holzkörper aus. In der langen Zeit, die sich der Wirt zum Dickenwachstum nimmt, ist aber die Wahrscheinlichkeit groß, daß die vordere Kante eines Saugfortsatzlappens das Wirtskambium in die Höhe hebt und darunter kriecht,

wie das Solms-Laubach beschreibt[1]). Der Effekt ist, daß das Wirtskambium nun über den Saugfortsatzplatten auf diese Holzelemente abscheidet und der Saugfortsatz bis zum Haustorialhals auf einmal im Wirtsholz eingebettet ist. Nun bildet das Haustorium in der Kambiumzone des Nährastes einen zweiten Gangfortsatz. Auch dieser wird in derselben Weise vom Wirtsholz überwachsen. Und so kann es weitergehen, ohne daß das Haustorium Gelegenheit hat, sich in der dünnen Wirtsrinde weiter auszubreiten. Die Saugfortsätze stehen nun etagenförmig übereinander. Das ganze Haustorium ist inzwischen verhältnismäßig alt geworden, die dazugehörige Mutterwurzel beträchtlich in die Dicke gewachsen.

Ohne die mannigfaltigen Ausbildungsformen in scharfe Grenzen zwängen zu wollen, können wir sagen, daß die Struthanthushaustorien auf verschiedenen Wirten sich typisch verschieden verhalten. Man gewinnt den Eindruck, daß sich auf raschwüchsigen Nährpflanzen mit verhältnismäßig weichem Gewebe die Haustorien in bezug auf die Mutterwurzel relativ groß ausbilden, daß der Saugfortsatz im großen und ganzen auf ein Plattenpaar beschränkt bleibt und daß die Saugfäden breitbüschelig und kurz auf dem Querschnitt durch den Wirtsast erscheinen. Auf langsamwüchsigem, festem Holz hingegen bleibt das Haustorium der Kriechwurzel gegenüber klein; die Saugfortsätze entwickeln sich hier aber etagenförmig am Haustorialhals, da die untersten immer wieder vom Nährholz eingebettet werden. Die Saugfäden scheinen in solchem Material die Neigung zu haben, sich mehr in die Länge zu entwickeln und nicht so zahlreich nebeneinander zu stehen.

Diesen Typ der horizontalen Saugfortsatzausbreitung finden wir außerhalb des Genus Struthanthus bei einigen anderen Parasiten wieder. Aus der Literatur sind mir folgende beiden wichtigeren Fälle bekannt. Arens bildet diese Form des Haustoriums für Loranthus sphaerocarpus ab[2]). Hier scheint jedoch die Bildung der sekundären Haustorialkerne und der von ihnen ausgehenden Saugfäden zu unterbleiben. Den anderen für uns interessanten Fall finden wir bei Solms-Laubach. Bei Osyris alba L. bildet sich der innerwirtliche Teil des Haustoriums verblüffend ähnlich unserem ersten Struthanthustypus aus[3]). Allerdings scheinen auch dabei im tangential ausgebreiteten Saugfortsatz weder sekundäre Meristemballen noch die dazugehörigen Saugfäden zu entstehen.

---

1) Solms-Laubach, S. 247 u. Taf. XXIV, Fig. 7.
2) Arens, Fig. I—V u. Taf., Fig. 2, 3.
3) Solms-Laubach, Taf. XXXII, Fig. 7.

II. Der zweite Typ haustorialer Ausbildung tritt uns in viel einfacherer Form entgegen (Taf. II, Fig. 5). Zu dieser Gruppe gehören die mir vorliegenden Struthanthus Schenckii Engler und Str. complexus Eichl., der allerdings in unserer Sammlung mit einem Fragezeichen versehen ist; es handelt sich aber doch um eine Art, die dem ganzen Habitus nach complexus äußerst nahe steht[1]).

Bei ihnen ist nie etwas von tangentialer Ausbreitung im Wirtsholz oder wenigstens in der Kambiumregion zu entdecken. In der Wirtsrinde besteht das Haustorium aus einem kurzen, mehr oder weniger breiten Halsteil, der sich durch einen bis zu seiner Spitze gleichmäßig schmäler werdenden Keil in das Nährholz fortsetzt[2]). Die anatomische Zusammensetzung dieses einfachen Haustoriums ist wenig kompliziert. In dem parenchymatischen Gewebe liegen überall auffallend viele und große hellgelbe Steinzellgruppen zerstreut. Von dem Holzzylinder der Mutterwurzel aus zieht sich durch den mittleren Teil des Haustoriums eine größere Gruppe von Gefäßen, an den Haustorialkern des ersten Typus erinnernd. Diese löst sich bei Str. Schenckii in dem im Nährholz liegenden Teil des Haustoriums in einzelne dünnere Stränge auf. Bei Str. complexus (?) dagegen durchzieht die wasserleitende Elementgruppe auch den Keil im Holz und bewahrt dabei mehr den Charakter eines Haustorialkernes. Von sekundär angelegten Haustorialkernen mit Saugfäden und den dazugehörigen Trennungslinien findet man bei diesem Typ nirgends etwas. Allerdings wird später (S. 63) ein Fall zu beschreiben sein, wo sich im vordringenden Haustorium Trennungslinien gebildet haben; jedoch handelt es sich hierbei nicht um einen normalen Entwicklungsgang. Interessant ist dabei nur, daß die Möglichkeit auch in diesem Typus noch eintreten kann und daß wir hier, wie überall in der Natur, die Grenzen zwischen den von uns erkannten Gruppen nicht zu scharf ziehen sollen.

Auch diese Art von Haustorium kann natürlich etwas abändern, sei es bei verschiedenen Arten von Struthanthus, oder durch verschiedene äußere Umstände bei derselben Spezies. Auf Nerium z. B. finden wir bei Struthanthus Schenckii, daß längere und schmälere Haustorienkeile in dem Wirte liegen als bei derselben Art auf Citrus (Taf. II, Fig. 5). Das hängt vielleicht auch wieder mit der verschiedenen Härte des Wirtsmaterials zusammen. Jedenfalls darf man aber mit dem

1) Eichler, Taf. XXI.

2) Im tangentialen Längsschnitt durch den Nährast erscheint das Haustorium je nach der Festigkeit des Wirtsgewebes kreisrund bis langgestreckt spindelförmig, wobei die Längsachse der Spindel zu dem Faserverlauf des Nährzweiges parallel läuft.

Worte Keil nicht die Vorstellung verbinden, als ob sich das Haustorium aktiv in das Holz vorschiebend einzwängte. Was einmal im Holz des Wirtes liegt, ruht darin fest mit ihm verbunden im Gegensatz zu den Saugfäden des ersten Typus, die aktiv lösend und zerstörend vordringen.

Wenn wir bei bekannteren Haustorienformen nach Ähnlichem suchen, fällt uns zunächst eine Abbildung von Solms-Laubach[1]) auf. Nach ihr bildet die von Engler in die Nähe von Loranthus gestellte Gattung Elytranthe[2]), die mit Struthanthus zu den Loranthoideen gehört, bei der Spezies globosa Engl. ganz entsprechende keilförmige Senker, die sich von der Mutterwurzel in das Nährholz hinein erstrecken. Die gleiche Gestalt begegnet uns wieder bei einer systematisch verschiedenen Gruppe, bei den Viscoideen. Hier zeigt z. B. Viscum ganz ähnlich gebaute, im allgemeinen allerdings etwas mehr gestreckte, keilförmige Senker mit ziemlich glatter Randbegrenzung ins Wirtsholz eingebettet. Auch sie wirken nicht aktiv lösend oder spaltend auf den Holzteil des Wirtes. Ein Unterschied gegenüber dem Struthanthushaustorium besteht darin, daß sich in der Region des Wirtskambiums im Viscumsenker eine meristematische Zone ausbildet, die die Einstellung auf den in die Dicke wachsenden Wirt reguliert[3]). Die Verbindung des Senkers mit dem ihm übergelagerten Organ wird natürlich dadurch verschieden, daß er bei Struthanthus aus der auf der Rinde des Nährastes dahinwachsenden Kriechwurzel entsteht, während er bei Viscum von dem in der Rinde eingebetteten Rindenstrang abzweigt.

Morphologisch verwandte Gebilde finden wir auch bei Arceuthobium. Nur werden hier die Senker noch schmäler als bei Viscum und zeigen oft die Gestalt von feinen Fäden, die das Nährholz in allen Richtungen durchwuchern können. Der Bauplan der größeren Senker ist aber dennoch derselbe wie bei unserem zweiten Struthanthustyp. Auch bei Arceuthobiumsenkern fehlt im Gegensatz zu Viscum die Meristemzone.

Eine äußerliche Ähnlichkeit zu diesem Typ stellt das Verhalten einiger Rhinanthaceenhaustorien dar. So sehen wir z. B. auf Fig. 4 der 34. Tafel von Solms-Laubachs Arbeit „Über den Bau und die

1) Solms-Laubach, Taf. XXIV, Fig. 3 u. 8.

2) Engler-Prantl, S. 188.

3) In einem Präparat von einem jüngeren Senker von Str. Schenckii konnte ich allerdings feststellen, daß das Wirtskambium in gewissen Meristemschichten des Haustoriums seine Fortsetzung findet. Die Kambiumzellen des Wirtes zeigen hierbei bis an das Haustoriumgewebe heran keinerlei Anomalie. Doch geht diese scharfe Differenzierung in älteren Haustorien bald verloren.

Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen“ auch wieder die Keilform des innerwirtlichen Haustorialteiles. Wenn man jedoch den anatomischen Aufbau, wie z. B. die Anordnung des Tracheidenstranges, oder das große Anheftungspolster auf der Wirtswurzel betrachtet und den Keil sich vorwiegend nur in der Wirtsrinde ausdehnen sieht, erkennt man, daß es sich um einen wesentlich anderen Fall handelt.

Entwicklungsgeschichte des Haustoriums.

Windestengel.

Um die Bildung der Sekundärhaustorien recht verstehen zu können, müssen wir auf ihren Entstehungsort zurückgehen, die schon erwähnte Kriechwurzel. Da diese nun aber auch keine Primärbildung ist, sondern adventiv aus dem Stamm und vornehmlich aus seinen windenden vorderen Enden entsteht, möge eine kurze Betrachtung der Windezweige folgen.

Allgemein entsprechen ihre Eigenschaften denen, die man den Windepflanzen zuschreibt. Sie zeigen das „Vorauseilen“ der Stammentwicklung „vor der Blattentfaltung“, das Schenck in seinem Werk über Lianen als für Windepflanzen so charakteristisch hinstellt[1]). Soweit ich unser Material überschaue, ist die Art des Schlingens an keine Regel, ob rechts- oder linkswindend, gebunden. Unter den Herbarexemplaren finden sich einige rechtswindende Stücke von Struthanthus Schenckii. Auf einer Skizze von Schenck ist dieselbe Art linkswindend dargestellt. Alkoholmaterial von der fraglichen Art complexus enthält ebenfalls linkswindende Stengel. Doch läßt sich aus den mir vorliegenden, für diese Untersuchung zu wenigen Pflanzenteilen kein allgemeiner Schluß ziehen. Auch der Faktor negativer Geotropismus tritt bei den peitschendünnen Endtrieben deutlich zur Auswirkung. Das Herbarexemplar eines offenbar überhängenden Zweiges von Struthanthus Schenckii zeigt, wie das schlingende Ende, das keine fremde Stütze gefunden hat, an seinem eigenen weiter hinten gelegenen Teil sich wieder in die Höhe windet.

Auch in anatomischer Beziehung werden die Windetriebe ihren Anforderungen gerecht (Taf. III, Fig. 6). Hier tritt uns in ihnen die typische Zugfestigkeitskonstruktion entgegen[2]). Die Markzellwände sind verdickt, besonders stark in dem an die Gefäßbündelinnenseite

1) Schenck, I. Teil, S. 12.
2) Haberlandt, S. 169.

angrenzenden Markteil. Außerdem finden sich vor den Leptomteilen kräftige Bastbelege. Der axiale Teil des Stengels ist also mechanisch besonders verstärkt. Die peripheren Gewebsschichten sind dagegen ziemlich zartwandig, wie das bei zugfesten Organen zu sein pflegt.

Die jungen Epidermiszellen sind nahezu kubisch. Die Kutikula ist nicht auffallend dick ausgebildet, wie man es bei den xerophytischen Charakter tragenden Sprossen von Viscum und anderen Loranthaceen findet. Die Spaltöffnungen stehen in der für die Loranthaceen sehr bezeichnenden Weise quer zur Längsachse des Stammes[1]). Die Radialwände der epidermalen Zellen sind getüpfelt.

Unter der Epidermis schließen die Zellen der hypodermalen Lage fest aneinander, ohne sonst weiter durch besondere Eigenheiten wie etwa verdickte Wände aufzufallen Die Zellen des primären Rindenparenchyms sind tangential etwas gestreckt, gegeneinander abgerundet, so daß zwischen ihnen kleinere Interzellularen entstehen. Sie enthalten Chloroplasten. Häufig zeigen sie Dilatationsteilungen.

Nun folgen nach innen wenige Zellagen wieder dichter aneinanderschließender Zellen, die man dem Zentralzylinder angehörig als Perizykel bezeichnen kann[2]).

Der Gefäßbündelzylinder wird nach beiden Seiten durch ein deutlich ausgebildetes, mehrreihiges Kambium ständig verdickt. Gefäßelemente treten im jüngeren Teil des Windestengels ziemlich zurück. Vor den Siebteilen liegen wohlausgebildete Bastfasergruppen, die einen allerdings durch einige Parenchymzellen unterbrochenen mechanischen Ring bilden.

Die großen, nach außen zu kleiner aber dickwandiger werdenden Markzellen wurden schon erwähnt.

Diese anatomische Struktur kommt den jüngeren Teilen der Windetriebe von Struthanthus Schenckii zu. Etwas abweichend verhält sich dagegen Struthanthus quercicola. Hier wird die Epidermis der jungen Sprosse später durch Kork ersetzt, eine Tatsache, die für Loranthaceensprosse immerhin hervorgehoben werden muß, da die Vertreter dieser Familie im allgemeinen ihre Epidermis beibehalten, die durch Dilatation dem Dickenwachstum nachgibt. So beschreibt es z. B. York für Phoradendron flavescens[3]) und Tubeuf für Viscum album[4]).

1) Engler-Prantl, S. 158. Tubeuf, S. 452. York, S. 13.
2) Fitting im Lehrbuch der Botanik, S. 82.
3) York, S. 13.
4) Tubeuf, S. 450.

Die Korkzellen der Str. quercicola-Triebe haben einseitig verdickte Wände. Die Verdickung liegt nach der Seite des Phellogens zu. Der Holzteil zeigt mehr faserförmige Elemente als bei Str. Schenckii. Die Markstrahlen zwischen den einzelnen Gefäßbündeln sind deutlicher ausgeprägt und führen Stärke. Im Mark liegen einzelne Zellen mit steinzellartig verdickten Wänden, die reichliche Tüpfelung zeigen. In der Rinde treffen wir außer den vor den Siebteilen angelegten ringförmig gestellten Bastfasergruppen noch zerstreut liegende Nester von Sklereiden, in deren Nähe sich oft Kristalle von oxalsaurem Kalk finden.

Kriechwurzel.

An den Windestengeln entstehen Gebilde, die Goebel zu den Wurzeln zählt[1]), trotzdem sie nicht alle charakteristischen Eigenschaften einer Wurzel besitzen. „Extramatrikale Wurzeln" hat man diese Organe genannt und sie gegenübergestellt den „intramatrikalen" Teilen des Haustoriums.

Entstehung aus dem Windestengel.

Goebel sagt in seiner Organographie, daß sproßbürtige Wurzeln im Perizykel entstünden[2]), daß sich also ihre Anlage gerade so verhält, wie die einer Nebenwurzel in der Mutterwurzel. Und Luise von Graevenitz teilt uns mit, daß sich nach ihren Untersuchungen über Wurzelbildung an Steckholz die Anlagen der Adventivwurzeln schon sehr frühe an der Grenze zwischen Holz und Rinde meist vor einem auffallend breiten, stärkereichen primären Markstrahl bilden[3]). Diesem letzten Verhalten gegenüber zeigt sich die Adventivwurzelbildung in unserem Falle etwas anders.

Die ersten Stufen der Entwicklung sind etwa folgende (Taf. III, Fig. 7).

Zunächst bemerkt man an einer Seite des Windestengels ein Größerwerden der Zellen einer lokalen hypodermalen Gewebepartie, die sich äußerlich als pustelförmige Anschwellung der Stengeloberfläche geltend macht. Auf dem Querschnitt sieht man, daß sich diese Hypodermiszellen durch tangentiale Wände teilen. Damit ist diese sonderbare Bildung erledigt. Sie steht jetzt in keiner Beziehung mehr zu der eigentlichen Adventivwurzelanlage. Die Zellgruppe wird später

1) Goebel, III. Teil, S. 1307.
2) Goebel, III. Teil, S. 1268.
3) Graevenitz, S. 35 u. Fig. 1 u. 2.

von der durchbrechenden Wurzel mit den übrigen im Wege liegenden unveränderten Rindenzellen zur Seite geschoben.

Bald nach der Streckung und Querteilung der hypodermalen Zellen findet man Tangentialteilungen in den Perizykelzellen vor den Bastbelegen, also zwischen zwei Markstrahlen. Ganze Reihen von neugebildeten Zellen stehen später vom äußeren Rand des Bastfaserbündels ausgehend nebeneinander. Zwischen diesen jungen Zellen, deren zuerst gebildete, am weitesten nach vorne liegende sich nun auch durch antikline Wände teilen, und der Hypodermis liegen nach wie vor etwa drei Schichten Rindenparenchymzellen in ihrer alten Gestalt, ohne an dem Vorgang teilzunehmen.

Fast gleichzeitig mit den Teilungen vor den Bastteilen treten zwischen dem dazugehörigen und seinen beiden Nachbargefäßbündeln Teilungen auf. So stellt sich eine Verbindung her zwischen dem meristematischen Gewebekomplex der Adventivwurzelanlage und dem schon bestehenden Kambium des Mutterzweiges. In diesem Verbindungsgewebe bilden sich Tracheiden aus, die angrenzend an die wasserleitenden Elemente des Stengels die junge Adventivwurzel mit Wasser versorgen.

Die Wurzelanlage nimmt allmählich immer bestimmtere Gestalt an. Das ihr vorgelagerte Rindengewebe mit der Epidermis des Mutterzweiges wird gesprengt. Die junge Adventivwurzel tritt frei aus dem Mutterorgan heraus und schiebt die Zweigrinde mit den vergrößerten Hypodermiszellen zur Seite. Ihre Spitze ist bedeckt mit den zu äußerst gelegenen Zellen des Perizykels, vielleicht auch mit einigen hängengebliebenen Zellen des Rindenparenchyms, die sich alle durch ihre relativ bedeutende Größe von den darunter liegenden kleinen meristematischen Zellen unterscheiden. So kommt es, daß Goebel „den Scheitel junger Greifwurzeln mit einem Überzug von Dauerzellen versehen“ fand[1]), den er für eine durch das Luftleben umgeänderte Wurzelhaube hält. Aber auch die nach außen gelegenen neugebildeten Zellen des meristematischen Komplexes übertreffen bald an Größe die direkt darunter liegenden und tragen dazu bei, die Wurzel an der Spitze und noch ein Stück von ihr aufwärts mit sich deutlich von dem eigentlichen Wurzelkörper unterscheidendem Gewebe zu überziehen. Wenn man die Folgerungen aus den früher aufgestellten Typen der Wurzelhaubenbildung zieht, wie es Haberlandt getan[2]), aber in neuester Zeit wieder bezweifelt hat, so ergibt sich, daß im Laufe der phylogenetischen

1) Goebel, III. Teil, S. 1307.
2) Haberlandt, S. 84.

Entwicklung der Prozeß der Wurzelhaubenbildung immer tiefer in das Innere des Wurzelkörpers vorgedrungen ist. „Es kommt schließlich zur Ausbildung einer gemeinschaftlichen Initialzone für Haube und Wurzelkörper, wodurch sich die organische Verbindung und der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang dieser beiden am innigsten gestalten.“ Ein letztes Anklingen an diese vorgeschrittene Bildungsweise mag es bei der morphologisch so stark umgestalteten und funktionell total veränderten Kriechwurzel von Struthanthus sein, so daß wir mit Goebel von einer „nicht scharf abgegrenzten Wurzelhaube“ sprechen dürfen[1]), die aber so unscheinbar geworden ist, daß sie für die Pflanze keinen Wert mehr hat.

Primäres Wachstum der jungen Wurzel.

Die Spitze der Adventivwurzeln ist stets stumpf abgerundet und enthält das für das Wachstum erforderliche meristematische Gewebe (Taf. IV, Fig. 9). Ab und zu kommt es vor, daß sich gleich unterhalb des vordersten Wurzelendes ein unregelmäßiges Loch findet, dessen Ursache ich nicht ergründen kann. Doch gehören solche Erscheinungen an den Struthanthuskriechwurzeln nicht gerade zu den Seltenheiten, so daß sie der Beachtung wert sind. Wo eine derartige Höhlung, die durch ihre unbestimmte Art einen pathologischen Eindruck macht, im Wurzelgewebe auftritt, wird sie durch besonders erhöhte Zelltätigkeit zum Teil wieder mit Gewebe ausgefüllt[2]).

Von der Wurzelspitze aus nach hinten differenzieren sich bald zwei deutlich unterscheidbare Teile heraus. In der Mitte ein aus gestreckten Zellen bestehender Zentralzylinder. Dieser wird umgeben von einer etwa 14 Zellagen dicken Rinde, deren einzelne Zellen im Gegensatz zu denen des axialen Gewebeteiles auf Längsschnitten kurz erscheinen, also ziemlich isodiametrisch sind.

Zwischen diesen beiden Gewebearten ziehen sich wenig Zellen dicke Stränge von gestreckten, dünnwandigen, mit sehr dichtem Inhalt erfüllten Elementen entlang, die noch in dem Zentralzylinder liegen. Bald differenzieren sich aus jedem zweiten dieser im Wurzelquerschnitt auf einem Kreis angeordneten Prokambialstränge Tracheiden her-

---

1) Goebel, III. Teil, S. 1307. Vgl. ferner S. 1259.

2) Insektenfraß kommt wohl nicht in Betracht, da alle Anzeichen dafür, wie ausgeprägte Fraßspuren, Kotreste u. dgl., fehlen. Dieses Verhalten ist indeß nicht auf die Kriechwurzeln von Struthanthus beschränkt. Einen analogen (vielleicht homologen?) Fall für den Wurzelpol des Keimlinges von Loranthus europaeus bildet Sperlich neuerdings in Fig. 20 u. 21 ab.

aus, deren Wände durch spiralige Auflagerungen verstärkt sind (Taf. IV, Fig. 10). Diese Längsreihen wasserleitender Elemente werden durch Anlagerung neuer an der Außenseite zu Gruppen ausgebildet, die auf dem Wurzelquerschnitt Neigung zu radialstehenden Platten verraten. Bei Struthanthus quercicola zähle ich 11 solcher Gefäßteilanlagen, auf einem Wurzelquerschnitt von Str. Schenckii 9. Goebel berichtet von bis zu 17 Xylemteilen, die um das große Mark stehen[1]).

Abwechselnd mit diesen typisch ausgebildeten Gefäßteilen stehen kleine, deutlich sich abhebende Gruppen von Zellen mit dichtem Inhalt. Auf dem Querschnitt erkennt man, daß diese Zellen sich nachträglich teilen. Auf Schnitten durch weiter zurückgelegene ältere Wurzelteile sieht man die dünnen Wände dieser Zellen hell leuchten. Auf Längsschnitten lassen sie ihren Inhalt durch Anilinblau deutlicher färben als ihre Nachbarn[2]). Vor diese Gruppen legen sich später getüpfelte, dickwandige Bastfasern, deren peripherisch gelagerte oft nur einseitige Verdickung der zentralseitigen Wände aufweisen[3]). Die Bastfasern verholzen bald, was sich durch ihre Rotfärbung mit Phlorogluzinsalzsäure[4]) und Gelbfärbung mit Anilinsulfat[4]) zu erkennen gibt. Es handelt sich um die Siebteile der Wurzel, die sich aus Siebröhren mit den sich später abspaltenden Geleitzellen und den vorgelagerten Bastbelegen zusammensetzen. Von der feineren Struktur der Siebröhrenzellen, z. B. den Siebplatten, konnte ich trotz genauesten Suchens und Färbens nichts entdecken. Jedenfalls sind die Siebröhren zurückgebildet oder nicht ausgebildet, wie das Bruhn auch für die durch mannigfaltige Umgestaltung veränderten Haftwurzeln von Hedera ausspricht: Der „Siebteil" ist „nur sehr gering entwickelt und vielfach desorganisiert"[5]).

Für dasselbe Organ stellt Bruhn fest, daß die „Endodermis nicht deutlich erkennbar" ist[6]). Goebel konnte in der in der Luft wachsenden Wurzel von Struthanthus keine Endodermis finden[7]). Auch ich habe in meinen Präparaten nichts davon sehen können.

Als Abschlußgewebe nach außen haben wir für den vorderen Teil der Wurzel, und zwar nicht nur allein für die eigentliche Spitze,

1) Goebel, III. Teil, S. 1307, Anmerkung 2.

2) Strasburger, Bot. Prakt., S. 250.

3) Alten, S. 66, „Die Leguminosen und Theobroma haben in den Phloemen je ein Bastfaserbündel".

4) Strasburger, Bot. Prakt., S. 268.

5) Bruhn, S. 114.

6) Bruhn, S. 115.

7) Goebel, III. Teil, S. 1307.

die Reste der äußeren Perizykellagen und der innersten Rindenparenchymzellen des Mutterorganes, nämlich des Windestengels, kennen gelernt. Es findet also ein Übergang statt zwischen dem sekundär gebildeten Gewebe, das noch meristematischen Charakter hat, zu dem primären Muttergewebe. Von einem scharf herausdifferenzierten Dermatogen kann man eigentlich nicht reden, wenn man nicht die um das kleinzellige Rindengewebe gelegenen gestreckteren Zellen als solches auffassen will. Für die Pflanze hat es jedoch keine Bedeutung, denn sehr bald, noch während die Wurzel außen mit alten Zellresten bedeckt ist, differenziert sich die äußerste intakte Zellage zu einer Exodermis, deren Wände, etwas verdickt und bräunlich erscheinend, sich dicht aneinander schmiegen. Dazwischen bilden sich dünnwandigere Zellen meist mit dichterem Inhalt aus, jedenfalls Durchlaßzellen. Aber auch die Exodermis hat keine lange Dauer. Aus der 10. oder 11. Rindenschicht entsteht durch perikline Zellteilung ein Phellogen, das nach außen Reihen von Korkzellen abgibt. Diese sind in jüngeren Wurzelteilen ziemlich gleichmäßig verdickt, in älteren zeigen sie auf dem Wurzelquerschnitt einseitig und u-förmig verdickte Wände mit der Verstärkung auf der nach dem Wurzelinnern zugekehrten Seite. Einige Querschnitte zeigten, daß das abschließende Korkgewebe durchaus nicht immer ganz außen angelegt wird, sondern, daß schon ungefähr die 8. Rindenzellschicht (von innen nach außen gezählt) Phellogenteilungen eingehen kann. Auf diese Weise wird ein äußerer Rindengewebszylinder von der funktionierenden Wurzel abgeschlossen und muß dementsprechend absterben, eine Erscheinung, die auch bei anderen Wurzeln vorkommt[1]).

Die vorderste Partie der Wurzel ist ziemlich radiär gebaut. Aber schon bald bemerkt man ein Stück zurückgehend eine typisch dorsiventrale Ausbildung der Wurzel. Die Zellen der vordersten, nach der Spitze zu liegenden Wurzelpartie sind sämtlich isodiametrisch gestaltet. Hinter dieser kurzen Zone besteht das Gewebe der Ventralseite aus radial längsgestreckten Zellen. Dadurch wird die Rindenschicht der Ventralseite viel dicker als die der Dorsalseite, ohne aber aus mehr Zellschichten zu bestehen. Auf dem Wurzelquerschnitt prägt sich die Dorsiventralität auch dadurch aus, daß die Bauchseite abgeplattet ist. Der Gefäßbündelkreis erscheint auf dieser Seite dann ebenfalls etwas eingedrückt.

Kommen ab und zu in der Wurzelspitze Löcher vor, so treten diese fast regelmäßig in dem ventralgelegenen Rindenparenchym auf.

1) Bruhn, S. 115.

In der Zone der gestreckten Zellen desorganisieren oft ganze Gewebekomplexe. Meistens entstehen diese oft axial in die Länge gezogenen Lücken nahe am Außenrand der Wurzel. Die über den Löchern stehenden, noch gesunden Rindenzellen strecken sich dann radial. Ihre Wände, besonders die nach den Lücken gerichteten, quellen auf und die interzellularen Hohlräume füllen sich mit einer dichten Masse aus. Bald danach bildet sich um den nach der Wurzelmitte zu gelegenen Rand des Loches eine Initialschicht, die der Phellogenbildung in der übrigen Rinde entspricht und auch zeitlich ziemlich gleichmäßig mit ihr einsetzt. Sind von den die Lücken bildenden Gewebegruppen noch einige der dünnwandigen, inhaltsarmen Zellen vorhanden, so werden diese durch die lebenstätigen, zentrifugal drängenden Zellen auf den Wirtsast gedrückt. Aus ihnen stammt wohl dann die Substanz, die die Kriechwurzel mit ihrer Unterlage verkittet und die Interzellularräume der an die Unterlage angrenzenden Rindenparenchymzellen der Parasitenwurzel ausfüllt.

Nachdem sich aus den Prokambiumzellen je 2—3 Gefäße nebeneinander herausgebildet haben, die durch Anlagerung neugebildeter Gefäße an der dem Wurzeläußern zugekehrten Seite zu kleinen Gruppen geworden sind, erscheinen allmählich die als Siebteile gekennzeichneten Zellgruppen. Während die getrennten Gefäßanlagen nach und nach zu dem für das Primärwachstum einer Wurzel so charakteristischen Sternchen auswachsen, entstehen vor den Siebgruppen nach außen die Bastbelege. Damit ist das primäre Dickenwachstum unserer Struthanthuskriechwurzel beschlossen.

Sekundäres Dickenwachstum.

Nun beginnt ein für den Wurzelcharakter typisches sekundäres Dickenwachstum. Vor den Phloemteilen nach innen zu gerichtet, setzen tangentiale Zellteilungen des vorgelagerten Parenchyms ein, die bald etwa vier Reihen kambialen Gewebes vor den Siebteilen erscheinen lassen[1]). Diese Initialschicht setzt sich an ihren beiden Seiten fort und umgreift endlich die Strahlen des primären Xylemsternchens. So ist ein geschlossenes sekundäres Kambium entstanden. Hat sich die Wurzel nun durch das sekundäre Dickenwachstum verstärkt, so läßt sie folgende anatomische Struktur erkennen. Außen schließt Kork und später durch die Wirkung der tiefer liegenden Phellogene Borke das lebende innere Gewebe ab. Die äußersten abgestorbenen Schichten

1) Taf. V, Fig. 11; Taf. III, Fig. 8.

lösen sich von der Wurzeloberfläche los und werden durch nachwachsende ersetzt. Das Grundgewebe der Rinde besteht aus stärkehaltigem Parenchym, dessen Zellwände etwas verdickt und reichlich getüpfelt sind. In diesem liegen zahlreiche Bastfasergruppen von Kristallkammerfasern umgeben. Zwischen den Faserbündeln befinden sich Gruppen zusammengedrückter Zellen mit etwas gequollenen, gebräunten Wänden, jedenfalls obliterierte Siebteile. Auch Steinzellen kommen vor, die oft einen Kristall umschließen. An der Grenze zwischen Rinde und Holz sorgt das etwa fünf Schichten starke Kambium für das Dickenwachstum. Im Holzteil fallen zunächst die in kleinen Gruppen stehenden weitlumigen Gefäße auf. Ihre Wände stehen durch behöfte Tüpfel in Verbindung. Der ganze Querschnitt des Holzzylinders ist durchsetzt von kurzen, tangential gestellten Bändern von dickwandigen Holzfasern. Zwischen diesen Elementen liegen Holzparenchymzellen in großer Anzahl, die dicht mit Stärke erfüllt sind. Durch den Holzteil ziehen zwei- bis dreireihige Markstrahlen, deren Zellen ebenfalls sehr viel Stärke enthalten. Sie lassen sich in ihrem Verlauf in die Rinde hinein noch deutlich verfolgen. Das Mark innerhalb des primären Gefäßsternchens ist nun im Verhältnis zu der Masse des übrigen Wurzelgewebes unbedeutend geworden. Seine Zellwände sind zum größten Teil verholzt.

Verzweigung.

Durch ihre Verzweigung bilden die auf den Wirtsästen dahinkriechenden Wurzeln ein wirres Netz. Zunächst bemerkt man an einer Flanke der Kriechwurzel eine kleine knotige Anschwellung. Aus ihr tritt dann die Seitenwurzel heraus. Oft sieht man an beiden Seiten der Mutterwurzel an gegenüberliegenden Stellen Seitenwurzeln hervorkommen. Manchmal steht eine größere Anzahl solcher Nebenwurzelpaare dicht hintereinander. Liegt die Mutterwurzel dem Nährzweig längs an, so greifen die Seitenwurzeln hüben und drüben um ihn herum und klammern auf diese Art das ganze Wurzelsystem fest. Zuweilen ist die Spitze der Hauptwurzel zwischen den auf beiden Flanken liegenden Nebenwurzeln abgestorben, so daß die Verzweigung den Eindruck einer Gabelung hervorruft, die sich aber sofort an der Narbe zwischen den beiden Seitenwurzeln als falsche Dichotomie erkennen läßt. Wie sich diese Wurzelverzweigung in anatomischer Beziehung verhält, konnte ich leider an dem mir vorliegenden Material nicht genau studieren. Die Stadien der allerersten Anlage fehlen mir. Weiter entwickelte, aber noch in dem Mutterorgan eingeschlossene An-

lagen zeigen, daß die Grenze zwischen dem Mutter- und Tochtergewebe nicht so scharf gezogen ist, wie wir das bei der regulären Nebenwurzelbildung gewöhnt sind. Die Herausdifferenzierung des meristematischen Gewebes nimmt einen ziemlich breiten Raum ein. Nach dem Wurzelinnern erfolgt der Anschluß an die Gefäßbündel der Hauptwurzel. Vorne bricht die junge Seitenwurzel durch die äußeren Rindenschichten durch und ist bedeckt von größeren Zellen, die sie aus den nicht embryonal gewordenen Gewebeteilen der Mutterwurzel mitnimmt. Wir haben also hier einen ganz analogen Vorgang, wie wir ihn bei der Bildung der Adventivwurzel aus dem Windestengel kennen gelernt haben.

Verwachsung.

Über die Verwachsungen der Kriechwurzeln ist in anatomischer Hinsicht nicht viel zu sagen[1]). Legen sich zwei Wurzeln während ihrer Fortentwicklung übereinander, so treten sehr leicht solche autoplastischen Verwachsungen auf. Unter dem Mikroskop zeigt sich dann an der zusammengewachsenen Stelle eine Demarkationslinie, an der besonders der geschlängelte Verlauf der Gefäßzüge auffällt, die sich, aus den beiden Organen stammend, verbinden. Die Kambien schließen sich gegenseitig zu einem gemeinsamen.

Sekundäres Haustorium.

Anlage.

Wir haben gesehen, daß in der aus auffallend plastischem Gewebe bestehenden Kriechwurzel sehr leicht eine Neudifferenzierung von Gewebekomplexen möglich ist. Besonders in dem ventralen Teil erscheinen die Zellen sehr umbildungsfähig. So haben wir die Zone der radialen Zellstreckung kennen gelernt. In ihr liegen nun in gewissen Abständen etwas in die Länge gezogene Gruppen meristematischer Neubildungen. Diese bestehen aus großkernigen Zellen mit dichterem Plasma. Um diese Stellen ist die in der Wurzel vorhandene Stärke in viel reicherem Maße angesammelt als in der weiteren Umgebung. Bei der allerersten Anlage sieht man, wie sich gewisse Rindenparenchymzellen durch tangentiale Wände teilen. Auf Querschnitten durch die Wurzel zeigt sich ein ziemlich scharf umgrenzter rundlicher Ballen sich teilender Zellen unterhalb des Gefäßbündelzylinders. Die regelmäßigsten Teilungen gehen dabei von den Zellen aus, die direkt an die Außen-

1) Küster, S. 284 ff.

seite der Bastfaserbelege stoßen[1]). Diese Zellen waren es aber auch, die in dem Windestengel den Kriechwurzeln die erste Anlage ermöglichten. In beiden Fällen entsprechen sie dem Perizykelgewebe.

Verhalten des umgebenden Mutterwurzelgewebes.

Durch die rege Zellvermehrung entsteht in der Kriechwurzel ein gewisser Druck. Dieser ruft eine ganz bestimmte Reaktion der umliegenden Zellen hervor. Zunächst entsteht ein Druck auf die Unterlage, den Wirtsast, der sich durch einen Gegendruck von diesem aus geltend macht. Der Effekt davon ist, daß die zu äußerst gelegenen ventralen Zellen der Kriechwurzel zusammengestaucht werden. Ihre Wände verquellen, ihr Inhalt wird gelb. Schließlich liefern sie einen gelben Kitt, der die Parasitenwurzel auf den Nährast klebt. Über den kittliefernden Zellen befindet sich eine meristematische Zellschicht, die dem Phellogen der übrigen Wurzel homolog ist. Sie liefert aber keine Korkzellen, sondern solche, deren Wände gleich gummiartig verquellen. Innerhalb dieses Gummimeristems sind die angrenzenden Rindenparenchymzellen zunächst etwas obliteriert, um dann in gesunde überzugehen.

Hat sich nun die Kriechwurzel mit ihrer Bauchseite verankert, so macht sich der durch das haustorienerzeugende Meristem entstehende Druck nach beiden Seiten geltend, denn nach oben findet er Gegendruck durch die festen Teile des Gefäßbündelzylinders. Als zweite Wirkung sieht man zu beiden Flanken der Haustorienanlage je eine Steinzellgruppe entstehen (Taf. V, Fig. 11). Die deutlich geschichteten Wände sind bald stark verholzt. Später können sich, vielleicht durch dieselbe Ursache hervorgerufen, in der Rinde außerhalb der Haustorienanlage und den beiden Widerlagern noch weitere Steinzellgruppen bilden. Die durch rege Zellteilung sich immer mehr vergrößernde Haustorienanlage ist bestrebt, sich auch weiter auszudehnen. Sie findet aber jetzt Widerstand nicht nur über und unter sich, sondern auch zu beiden Seiten. Der Gegendruck allerseits erzeugt nun einen zentripetal gerichteten Druck, der sich im Innern der Anlage in ganz merkwürdiger Weise auswirkt. Es entsteht nämlich mitten in dem kleinzelligen embryonalen Gewebe mit ziemlicher Regelmäßigkeit eine Gruppe von großen, außerordentlich dickwandigen Zellen (Taf. V, Fig. 11). Im Gegensatz zu den gelblichen Wänden der Steinzellnester erscheinen diese glänzend weiß. Eine Verholzung tritt nie ein. Dagegen färben

1) Taf. V, Fig. 11; Taf. III, Fig. 8.

sich die Innenränder der Wände nach Behandlung mit Jodschwefelsäure intensiv violett. Läßt man die Schnitte in wenigprozentiger Schwefelsäure bei Erwärmung einige Zeit liegen, so lösen sich diese dicken Wände vollständig auf. Es handelt sich also nach diesen typischen Reaktionen um eine Hemizellulose[1]), die durch Auflagerung auf die Zellwände jene charakteristische Gruppe von außerordentlich hartwandigen Zellen mitten in der meristematischen Umgebung erzeugt. Die Gestalt dieser wohl nur statisch bedeutsamen Gruppe paßt sich der der gesamten Haustorienanlage an. Sie ist mit der Längsachse der Kriechwurzel gestreckt, an beiden Enden zugespitzt. Im Querschnitt sieht sie rundlich aus, so daß sie also räumlich als spindelförmiges Gebilde zu denken ist. Die Verteilung der Stärke um die Hartzellgruppe ist insofern auffallend, als in diesem Entwicklungsstadium die ganze Haustorienanlage mit Stärke erfüllt ist bis auf einen Gewebekomplex direkt über der hemizellulosehaltigen Spindel. Die stärkelosen Zellen machen einen etwas degenerierten Eindruck. Ihr Inhalt ist stark gebräunt, sie selbst sind klein und zusammengedrückt. Vielleicht hat ihr Inhalt ursprünglich zur Bildung der auffallenden Hemizellulosemassen beigetragen.

Das sich innerhalb der Mutterwurzel vergrößernde Gewebe bewirkt nicht nur eine Reaktion, die sich in der mechanischen Ausgestaltung gewisser Zellgruppen kundtut, sondern drückt auch unmittelbar gewisse Zellagen des umgebenden Parenchyms zusammen. Zwischen den zerdrückten Gewebsstreifen bleiben oft eine oder mehrere Lagen Parenchymzellen erhalten, so daß sich meist mehrere voneinander getrennte obliterierte Partien bilden. Die Wände dieser Zellen quellen auf und nehmen — wenigstens in unserem Alkoholmaterial — gelbliche Färbung an.

Ausbildung.

Die Haustorienanlage durchbricht nach genügender Entwicklung die Ventralseite der Mutterwurzel. Durch die in seine Mitte gelagerte Hemizellulosegruppe ist dem auswachsenden Gewebe schon eine gewisse Richtung gegeben. Es kann mit seiner Hauptmasse nicht direkt nach unten vorstoßen, sondern teilt sich in der Regel in zwei Teile, die seitlich von der Hartzellgruppe keilförmig aus der Mutterwurzel hervorkommen. Natürlich können durch den symmetrisch verschiedenen Wachstumsdruck die Gewebemassen oft recht bedeutend verschoben werden, so daß nicht immer die typischen Verhältnisse so klar

1) Strasburger, Bot. Prakt., S. 757.

zutage treten. Die beiden seitlich ausgetriebenen Keile stoßen nun auf die Oberfläche des Wirtsastes. Weder Wirt noch Kriechwurzel kann ausweichend weggeschoben werden, denn beide sind durch eine dicke Lage kittenden Gummis verklebt. Das junge Haustorium schiebt sich daher auf beiden Seiten zwischen die Korklagen des Wirtes und verankert sich auf diese Weise mit ihm. Durch sein weiteres Wachstum werden die benachbarten Teile der Kriechwurzel verdrängt. Dies geschieht bei der Flankenverankerung der Mutterwurzel durch Einrollen der an das Haustorium grenzenden Partien nach innen, während das Haustorium an dieser charakteristischen Kurve nach außen vorbeigleitet. Dadurch entstehen Dehnungen, die sich in der Längsstreckung der über dem Gummikitt liegenden Zellen auswirken.

Das junge Haustorium dringt nun immer tiefer in die Rinde ein und gerät auf einmal an den Holzteil. Wie es sich dann weiter verhält, habe ich schon ausführlich beschrieben. Interessant ist, daß bei dem Str. quercicola-Typ die Zweilappigkeit des Haustoriums auch späterhin noch beibehalten wird, während sich bei der anderen Gruppe ein einziger geschlossener Keil ausbildet.

Einige anatomische Einzelheiten.

Von dem entwickelten Haustorium bleiben nun nur noch wenige anatomische Einzelheiten zu besprechen. Die wasserleitenden Elemente sind kurze Tracheiden mit spiraligen oder netzartigen Wandverdickungen. Die um die sekundären Haustorialkerne entstehenden „Trennungsstreifen“ sind natürlich ganze Flächen, die den Meristemballen schalenförmig umgeben. Durch das Auswachsen der Saugfadenzellen in den Holzkörper des Wirtes wird das schalenförmig Gebilde an seinem Grunde durchbrochen (Taf. V, Fig. 12). Der sekundäre Haustorialkern ist aber in bezug auf die Verteilung der embryonal gewordenen Zellen kein geschlossenes Gebilde. In gewissen Abständen um den Meristemballen werden bestimmte Zellagen teilungsfähig. Durch die Zellvermehrung entsteht ein Druck von innen nach außen. Gleichzeitig wirkt von den außen gelegenen Meristemlagen her ein Gegendruck nach innen und ein weiterer Druck nach außen. Zwischen Meristemballen und Meristemmantel werden demzufolge die mit Stärke erfüllten parenchymatischen Zellen zusammengepreßt und liefern die im wesentlichen aus Gummi bestehende Trennungsschicht. Um die äußeren teilungsfähigen Zellagen bildet sich aber wieder eine zusammengedrückte Trennungsschicht, da die umgebenden Zellen des

im Wirte eingeschlossenen Haustorialgewebes nicht dem Druck ausweichen können. So entstehen die in den Schnitten, besonders im tangentialen und im Querschnitt gut zu beobachtenden Trennungsstreifen, die zu mehreren nebeneinander liegen und sich gewöhnlich nach oben vereinigen. Der sekundäre Haustorialkern paßt sich in seiner Gestalt dem Haustorium an, d. h., er ist mit der Längsachse des Wirtszweiges gestreckt. Diese Ausbildung ist wohl durch den Faserlauf des Nährzweiges bedingt. Den größten Widerstand findet das Haustorium demnach an seinen Flanken. Und diese Tatsache wirkt sich bei der Anlage der Trennungslinien aus, indem diese auf dem Tangentialschnitt zwar den in die Länge gezogenen sekundären Haustorialkern gürtelförmig umgeben, aber nicht ganz geschlossen erscheinen, da sie an den beiden Enden nicht so deutlich ausgebildet werden wie an den Längsseiten.

Diese kompliziertere Entwicklung und Ausbildung des Haustoriums kommt dem Quercicola-Typ zu. Bei dem zweiten Typus verläuft die Fortentwicklung des Haustoriums viel einfacher. Die Anlage in der Mutterwurzel mit den statisch bedingten Hartzellgruppen ist aber die gleiche.

Bei der Besprechung des zweiten Types erwähnte ich einen Fall, bei dem sich auch Trennungslinien im Haustorium zeigten (S. 48). Diese rühren aber nicht von der Ausbildung sekundärer Haustorialkerne her. Sie sind dadurch entstanden, daß das Haustorium bei seinem Vordringen kein homogenes Rindengewebe gefunden hat, sondern hohlraumreiche, zerklüftete Borke. Es wuchs hinein, ohne festen Fuß fassen zu können. Das an der Haustorienspitze besonders tätige Meristem übte durch die neugebildeten Zellen einen Druck auf die höher gelegenen Gewebeteile aus und diese stauchten sich vom Rande her zusammen. So entstanden mit der Zeit mehrere übereinander liegende glockenförmige Schichten zerdrückten Gewebes, das sich in der für die Trennungsstreifen charakteristischen Art ausbildete.

Primäres Haustorium.

Nachdem wir Schritt für Schritt die allmähliche Entwicklung eines Organs aus dem anderen bis zum sekundären Haustorium kennen gelernt haben, wollen wir uns noch die Entwicklung des primären Haustoriums ansehen, soweit es unser Material zuläßt.

Die jungen Keimlinge werden in der für die Loranthaceen typischen und schon oft beschriebenen Weise gebildet[1]). Nach der Entstehung der Haftscheibe breiten sich die beiden Kotyledonen aus, das junge Pflänzchen richtet sich auf (Taf. I, Fig. 2). In das Wirtsinnere senkt sich das Haustorium (Taf. I, Fig. 3). Um es herum entstehen auf der Wirtsoberfläche Anheftungsfalten. Im Innern des Haustoriums entsteht ein aus kurzen Netztracheiden gebildeter Leitungsstrang. Siebröhren fehlen. Das alles beschreibt Mac Luckie in ähnlicher Weise für Loranthus celastroides[2]). Was uns am primären Haustorium besonders interessiert, ist die Frage, ob es imstande ist, Wirtszellen zu lösen. Für die pinselartige Rindenstrangspitze von Viscum album nimmt Tubeuf diese Fähigkeit an[3]). York stellt auch für Phoradendron flavescens die Tatsache fest, daß die papillenförmigen Randzellen des Haustoriums befähigt waren, Wirtszellen zu lösen[4]). Stein- und Bastzellen sollen allerdings umgangen werden. Für die Eigenschaft, Wirtsgewebe, auch Steinzellen lösen zu können, gab ich in meiner Arbeit von Arceuthobium abietis religiosae eine Abbildung[5]). Bei anderen Autoren ist diese Annahme ebenfalls verbreitet. Heinricher findet allerdings in seiner Studie über das Absorptionssystem der Wacholdermistel entgegen allen bisherigen Erfahrungen, daß das Haustorium nicht imstande ist, Wirtszellen zu lösen und versucht die diesbezüglichen Bilder als irreführend dadurch zu erklären, daß das Arceuthobiumgewebe infolge seines hohen Turgors die Wirtselemente, auch verholzte, derart zusammendrückt, daß sie wie halb weggefressen aussehen[6]).

Bei unserem Objekt scheinen zunächst bei oberflächlicher Betrachtung mit schwächeren Vergrößerungen die Haustorialzellen nicht befähigt zu sein, Zellwände der Wirtsrinde aufzulösen. An der Grenze

---

1) Interessant ist, daß die mir vorliegenden Keimlinge von Struthanthus Schenckii zwei wohlausgebildete, ausgebreitete Kotyledonen zeigen. Bei anderen untersuchten Loranthaceen, z. B. Loranthus celastroides (Mac Luckie, S. 349), Viscum album (Tubeuf, S. 396), Phoradendron flavescens (York, S. 8), Arceuthobium Oxycedri (Heinricher, S. 6) sind die Kotyledonen stark reduziert und bleiben während der Keimung im Endosperm. Diese Tatsache weist wohl auf die verhältnismäßig geringe Differenzierung von Struthanthus als Parasit hin, die wir später nochmals erkennen werden.

2) Mac Luckie, S. 358.

3) Tubeuf, S. 508.

4) York, S. 15.

5) Heil, Fig. 11.

6) Heinricher, S. 165 ff. mit Abb. 9, 10, 12 u. a.

von Haustorium und Wirtsrinde sind die beiden Gewebe durch hervorspringende papillenförmige Haustorialzellen ineinander verzapft. Man sieht ungefähr das gleiche Bild, wie es Mac Luckie für Loranthus celastroides gibt[1]). Bei Anwendung von starken Vergrößerungen (zum Zeichnen benutzte ich Objektiv 9 und Okular 4, zur vorausgehenden Orientierung in den meisten Fällen Ölimmersion) kann man sich jedoch von dem wahren Sachverhalt überzeugen. Schon bei schwacher Vergrößerung erscheint der Rand des intramatrikalen Teils dadurch ausgezeichnet, daß etwa die drei äußersten Zellschichten besonders dichten Inhalt und große Kerne besitzen. Dieses periphere stärkelose Gewebe hebt sich deutlich von dem inneren stärkehaltigen ab (Taf. I, Fig. 3). Die Randzellen zeigen in bezug auf die Wirtszellen eine bestimmte Aktivität. Mit starker Vergrößerung konnte ich feststellen, daß die Grenzzellen des Haustoriums dort, wo zwei Wirtsrindenzellen zusammenstoßen, sich durch papillenförmige Erweiterungen zwischen die Wirtszellen einzudrängen versuchen (Taf. VI, Fig. 14). Dabei ist der Raum zwischen Wirts- und Parasitenzellen stets durch eine Masse ausgefüllt, die sich in ihrer Färbung wie die Mittellamelle verhält. In anderen Stadien, in denen sich die Haustorialpapillen weiter vorgeschoben haben, erscheint die Interzellularsubstanz in größerer Mächtigkeit (Taf. VI, Fig. 15). Es muß also eine Vermehrung der Füllmasse eingetreten sein. Das kann entweder dadurch geschehen, daß die Substanz der Mittellamelle aufquillt oder daß neue Substanz hinzukommt. Es handelt sich also beidesmal um eine Veränderung, die letzten Endes in der Tätigkeit des Schmarotzers ihre Ursache hat.

Stößt das vordere Ende einer auswachsenden Randzelle bei ihrem Vordringen auf die Zellwand einer Wirtsrindenzelle, so wird diese eingedrückt. Entweder so, daß zwischen Parasiten- und Wirtszellwand eine größere Masse von Interzellularsubstanz liegt, oder daß sich die Wände ohne deutlichen Zwischenraum aneinander schmiegen (Taf. VI, Fig. 13). In letzterem Falle kann man wahrnehmen, daß jedesmal die an der Haustorienzelle liegende Partie der eingestülpten Zellwand viel dünner ist als die übrige.

Den einwandfreien Beweis, daß das Parasitengewebe imstande ist, Wirtsgewebe zu lösen, lieferte ein Präparat, das Herr Geh. Schenck seinerzeit angefertigt hat. Hierin hat das Haustorium einen Teil der Bastfasern seiner Wirtspflanze Nerium umwachsen (Taf. VI, Fig. 16). Diese Bastfasergruppe zeigt aber kein normales Aussehen mehr. Die

1) Mac Luckie, Taf. XV, Fig. 30.

einzelnen Elemente sind ziemlich weit voneinander getrennt. Daß sie früher einmal zu einer dichten Gruppe zusammengehört haben, zeigt noch die Abplattung der gegenüberliegenden Zellwandpartien. Die Zellwände selbst sind von außen her angefressen. Bei einer Bastfaser hat sich die innerste Verdickungsschicht teilweise losgelöst und liegt der nächsten faltig an. Die gequollene Wand einer anderen, vollständig isoliert liegenden Faser sieht trübe gelb aus, während die der weniger angegriffenen noch ziemlich weiß erscheinen. Die auseinander geschobenen Elemente der Bastfasergruppe liegen in einer gelblichen, gequollen aussehenden Masse eingebettet. Feine Strukturlinien darin deuten die Zugehörigkeit dieser Substanz teils zu der Mittellamelle an, die wohl zunächst den Hauptbestandteil liefert, und teils zu der Bastfaserwand selbst. Einen ähnlichen Fall der Auflösung von Steinzellen durch das Arceuthobiumhaustorium habe ich früher beschrieben[1]).

Zusammenfassend läßt sich über das Vorwärtsdringen des Haustoriums in der Wirtsrinde sagen, daß einige Zellschichten desselben, die das Haustorium nach der Rinde zu abgrenzen, dabei besonders tätig sind. Die Zellen versuchen zunächst, sich interzellular zwischen das Wirtsgewebe zu schieben. Dabei verändert sich die Mittellamelle der Wirtszellen und liefert interzellularen Kitt. Stößt die Parasitenzelle auf eine im Wege liegende Zellwand, so wird diese von ihr eingedrückt. Findet der Parasit noch stärkere Hindernisse wie Bastfasern, dann werden diese zunächst umwachsen und bald darauf aufgelöst.

Wirkung auf den Wirt.

Wir haben eben gesehen, daß in der Wirtsrinde, nachdem die Korkschichten durch meist tangentiales Aufspalten durchwachsen sind, Zellen gelöst werden. Vor dem Holz macht das Haustorium zunächst halt. Bei der Schenckii-Gruppe wächst der keilförmige Senker ähnlich wie der von Viscum mit dem Holze weiter. Um ihn herum ist das Wirtsgewebe verhältnismäßig wenig angegriffen. Anders bei dem Quercicola-Typus. Hier wachsen aus dem Rindenteil des Haustoriums lange Saugfäden aktiv in das Wirtsholz vor (Taf. V, Fig. 12). Sie ändern zunächst, radial gerichtet, oft ihren Weg und durchwachsen bald die Holzelemente ihrer Länge nach, um sich herum alles zerstörend. So erscheinen sie nach und nach in eine dicke gelbe Masse eingebettet, die durch Umwandlung des Wirtsgewebes entstanden ist. Manchmal liegen in dieser Substanz, die sich, wie wir bald sehen werden, als

1) Heil, S. 36.

Gummi herausstellt, Kristalle aus Kalzium-Oxalat, die allein von einer zerstörten Zelle übriggeblieben sind. Die Wände der Holzfasern und Gefäße erscheinen in der Umgebung der Saugfäden gequollen. In ihrer Nähe sieht man, wie sich die Innenwände der Holzgefäße durch blasenförmige Auftreibungen allmählich lösen. Der Inhalt dieser Gefäße besteht endlich aus derselben gelben Masse, die die Saugfäden und auch den unteren Teil des Haustoriums einhüllt. In dem ziemlich homogen aussehenden Gummibrei findet man noch Reste von nicht ganz gelösten Zellwänden.

Zur näheren Bestimmung der Substanz prüfte ich sie auf ihre Löslichkeit und auf ihre Farbenreaktionsfähigkeit.

Während der Dauer von $6^1/_2$ Tagen war die geflossene Masse unlöslich in Äther, Benzol, Chloralhydrat (60%), Schwefelkohlenstoff, Kalilauge, Salzsäure, Schwefelsäure und kalter Salpetersäure. In heißer Salpetersäure lösten sich zuerst die zarten Zellwände des Haustoriums, dann die gelbe Masse.

Bei diesen Versuchen traten folgende Färbungen auf. In Kalilauge wurde die gelbe Masse in ihrer Farbe viel satter nach orange hinneigend. Salzsäure bedingt ein Braunwerden, Salpetersäure Orangefärbung.

Schwefelsäure ließ die Farbe zwar unverändert, aber nach fünftägigem Liegen in Wasser schlug die gelbe Farbe nach Vorbehandlung mit Schwefelsäure in eine rein apfelgrüne um.

Die gleiche Behandlung der in Kalilauge liegenden Schnitte erzeugte eine Grünfärbung, die sich von den Schwefelsäurepräparaten durch ihren Stich ins Gelbliche unterschied.

Typische Farbreaktionen erhielt ich mit Orcinsalzsäure[1]). Bei Verwendung von schwacher Salzsäure färbten sich nach Erwärmen die geflossene Masse einiger Gefäße und die Umgebung der Saugfäden rot. Mit starker Salzsäure wurde die geflossene Masse orangerot, einige Zellen des Holzteiles karminviolett. Das gesunde Wirtsholz färbt sich durch Orcinbehandlung wenig rot. Die mit gelbem Inhalt ausgefüllten Gefäße reagieren durch Dunkelkarminfärbung der Wände und mit tief dunkelrot gefärbtem Inhalt. Die Trennungsstreifen im Haustorium werden je nach ihrer Ausbildung gelb bis rot. Ebenso färbt sich der Kitt, mit dem sich die Kriechwurzeln auf dem Nährast festkleben, durch Orcin rot. Auch die über dem Kitt liegenden, schon degenerierenden Zellschichten lassen Rotfärbung erkennen.

1) Strasburger, Bot. Prakt., S. 324.

Eine ähnliche Reaktion erhielt ich nach Anwendung von ammoniakalischem Gentianaviolett[1]). Die Kittmassen färbten sich rotblau, während Kork und verholzte Zellen reinblau wurden.

Phlorogluzin-Salzsäure ruft ab und zu eine Rotfärbung der geflossenen Masse hervor[2]).

In der Löslichkeit in Salpetersäure und Unlöslichkeit in den genannten anderen Mitteln stimmt die geflossene Masse mit dem von Coster untersuchten Wundgummi überein[3]).

Die von Molisch[4]) und Wiesner[5]) angegebene Orcinreaktion hat positiven Erfolg, läßt also auch auf Gummi schließen.

Untersuchen wir die Bildung der geflossenen Masse noch weiter anatomisch, so sehen wir, daß nicht nur normal erzeugtes Gewebe an der Gummibildung beteiligt ist. Aus den von dem Haustorium beeinflußten Wirtskambiumzellen bilden sich oft nach innen anstatt Holzelemente Gruppen von parenchymatischen Zellen, hinter denen dann später wieder die normalen Holzzellen abgeschieden werden können. Diese Parenchymgruppen verwandeln sich sehr leicht in Gummimassen und entsprechen dem von mir beschriebenen Harzparenchym, das durch die Einwirkung des Arceuthobiumhaustoriums auf seinen Wirt Abies religiosa entstanden ist[6]). Nach Nottberg entsteht dieses Wundparenchym infolge einer Verwundung des Kambiums[7]). Wie uns Mikosch mitteilt, bilden sich die abnormen Parenchymzellen, die in dem Holze des Kirschbaumes zur Gummibildung wesentlich beitragen, infolge einer Wundreizung des Kambiums[8]). Er nennt dieses Gewebe Gummiparenchym. Um ein solches handelt es sich auch in unserem Fall. So können wir sowohl nach den anatomischen als auch nach den mikrochemischen Befunden aussagen, daß es sich bei der oft in gewaltigen Mengen auftretenden geflossenen Masse um Wundgummi handelt. Daß Loranthaceen zur Bildung von Gummi in ihren Wirtspflanzen

---

1) Strasburger, Bot. Prakt., S. 318. Diese Färbung wird a. a. O. für Kork angegeben. Doch ergab sich bei meinen Versuchen ein deutlicher Farbunterschied zwischen den behandelten Kork- und Gummimassen.

2) Coster, S. 5.

3) Coster, S. 6.

4) Molisch, S. 314.

5) Wiesner, S. 68.

6) Heil, S. 42.

7) Nottberg, S. 49.

8) Mikosch, S. 924.

beitragen, hat uns Martin gezeigt[1]). Entgegen seiner Ansicht, daß Loranthus senegalensis Martin am Stamme von Acacia Verek die Gummibildung direkt hervorrufe, haben Louvet[1]) und Corre[1]) dargelegt, daß der Parasit zur Erzeugung des Gummis nicht unbedingt nötig ist, sie aber wohl befördert.

Auf andere Folgen des Parasitismus will ich nicht eingehen, da es sich nur um Wiederholung des schon so oft Beschriebenen wie Hypertrophie des Nährzweiges und ähnliches handeln würde.

Über die Morphogenie des Loranthaceenhaustoriums.

Wenn wir seither bei den bekannteren Loranthaceenhaustorien eine genetische Ableitung des Organs gesucht haben, so waren wir immer ziemlich hilflos. Der keimende Same bildet keine reguläre Wurzel aus. Bald dringt von der Haftscheibe, einem ganz metamorphosierten Gebilde, der primäre Senker in den Wirt. Ein allmählicher Übergang über nachweisbar wurzelähnliche Gebilde zu dem sonderbar neuen Organ Senker fehlt. So kommt Heinricher mit nicht zu widerlegender Begründung dazu, zu sagen: „Der morphologische Wurzelbegriff ist bei Arceuthobium völlig auszuschalten. Der Embryo ist, wie bei allen Loranthaceen, wurzellos, das Absorptionssystem ein Produkt seines Hypokotyls[2])." Und ebensowenig läßt sich etwas gegen die Annahme von Peirce einwenden, die aber gerade das Gegenteil besagt: „Morphologisch ist dieses (das Absorptionssystem) ein Teil des Haustoriums, dies ein besonderer Auswuchs der Wurzelspitze des Keimlings[3])." Die Frage läßt sich eben schwer auf diesem Weg entscheiden. Darum habe ich bei meiner Untersuchung auch nicht den überwiegenden Wert auf das Studium der Keimung und Entwicklung des primären Haustoriums gelegt, zumal das Material zu einer einwandfreien, vielleicht aber doch fruchtlosen Arbeit nicht ausreichte.

Wir haben zwei Arten von Haustorien kennen gelernt. Einmal die primär unter der Anheftscheibe der Keimpflanze sich entwickelnden und außerdem die sekundär an den als Kriechwurzeln bezeichneten Organen entstehenden. In ihrem anatomischen Bau sind beide gleich. Wir können sie wohl ohne Einwand als die homolog zu setzenden Endglieder zweier in ihrer Analogie etwas verschieden verlaufenden

1) Vgl. dazu Wiesner, S. 86.
2) Heinricher, S. 187.
3) Peirce, S. 106.

4. Die Kriechwurzel zeigt manche Abweichungen von dem normalen Wurzeltypus, die aber nicht gegen ihre Wurzelnatur sprechen. Sie bildet ihre Wurzelhaube kaum oder nur sehr schwach aus. Eine Endodermis fehlt. Die Siebröhren sind reduziert.
5. Durch radialgerichtete Längsstreckung der Zellen des dem Wirtszweig aufliegenden Wurzelgewebes bekommt die Kriechwurzel dorsiventralen Bau. Ihr Rindengewebe ist außerordentlich plastisch und neubildungsfähig.
6. Die sekundären Haustorien entstehen in ähnlicher Weise aus den Kriechwurzeln, wie diese aus dem Windestengel. Die regelmäßigsten Teilungen finden in der dem Perizykel entsprechenden Gewebepartie statt. Das sekundäre Haustorium entsteht also endogen.
7. Das Verhalten der die Haustorialanlage umgebenden Muttergewebsteile ist jedesmal typisch und wohl statisch bedingt. Es entstehen zu beiden Seiten der Anlage je eine Steinzellgruppe und im unteren Teil des jungen Haustoriums eine Hartzellgruppe mit Hemizellulosewänden.
8. Das Haustorium ist imstande, Wirtszellen — auch Bastfasern — zu lösen.
9. Die durch Degeneration und Auflösung durch Einwirkung des Parasiten entstandenen kittartigen Substanzen, wie z. B. die Verbindungsschicht zwischen Kriechwurzel und Nährzweig oder die geflossene Masse im Wirtsholz, lassen sich als Gummi nachweisen.
10. Die sekundären Haustorialkerne bei dem Quercicola-Typ lassen sich als Seitenwurzelanlagen höherer Ordnung auffassen, die aber vollständig metamorphosiert sind.
11. Die schrittweise zu verfolgende Umbildung der Wurzelorgane bei Struthanthus gibt uns Berechtigung, das Haustorium seiner Herkunft nach als Wurzelsystem aufzufassen.
12. Der Struthanthus Schenckii-Typ vermittelt den Übergang zu den noch weiter umgebildeten Haustorien anderer Loranthaceen, die wohl alle als metamorphosierte Wurzelsysteme gedeutet werden dürfen.

Literaturverzeichnis.

Alten, H. v., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln, nebst Bemerkungen über Wurzelthyllen, Heterorhizie, Lentizellen. (Inaug.-Diss. 1908.)

Arens, F., Loranthus sphaerocarpus auf Dracaena spec. Ein Fall des Parasitierens einer Loranthacee auf einer Monokotyle. Zugleich ein Beitrag zur näheren Kenntnis des Loranthaceen-Haustoriums. (Inaug.-Diss. Jena 1911.)

Bruhn, Walter, Beiträge zur experimentellen Morphologie, zur Biologie und Anatomie der Luftwurzeln. (Flora, N. F., 1. Bd., S. 98—166. Jena 1910.)

Coster, Ch., Die physiologische und pathologische Kernholzbildung bei Tectona Grandis. L. E. nebst Bemerkungen über die Bildung des Wundgummis. (Ann. Jard. Bot. Btzg. 1924, 34, 1—17, Taf. 1—3.)

Eichler, A. G., Loranthaceae. (Aus Martius, Ph. v., Flora Bras., Vol. V, pars 2. Monachii 1868.)

Engler, A., Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, 1. Abteil. Loranthaceae, S. 156—198. Leipzig 1889.

Fitting, Morphologie. (In: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 16. Aufl. Jena 1923.)

Goebel, K., Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 2. Aufl., 3. Teil, Heft 1. Jena 1922.

Graevenitz, L. v., Über Wurzelbildung an Steckholz. (Inaug.-Diss. Weida 1913.)

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl. Leipzig 1924.

Heil, H., Die Bedeutung des Haustoriums von Arceuthobium. (Zentralbl. f. Bakt. 1923, II, 59, 26—55, 21 Textfig.)

Heinricher, E., Über besondere Keimungsbedingungen, welche die Samen der Zwergmistel, Arceuthobium Oxycedri (D. C.) M. Bieb., beanspruchen. (Zentralblatt f. Bakt. u. Parasitenk. 1914, II. Abt., S. 705.)

Ders., Beiträge zur Biologie der Zwergmistel, Arceuthobium Oxycedri, besonders zur Kenntnis des anatomischen Baues und der Mechanik ihrer explosiven Beeren. (Sitzber. d. Kais. Ak. d. Wiss. math.-naturw. Kl., Abt. 1, 124. Bd., 3. u. 4. Heft. Wien 1915.

Ders., Die Keimung und Entwicklungsgeschichte der Wacholdermistel, Arceuthobium Oxycedri, auf Grund durchgeführter Kulturen geschildert. (Sitzber. d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien math.-naturw. Kl., I, 124. Bd. Wien 1915.)

Ders., Aufzucht der Zwergmistel (Arceuthobium Oxycedri [D. C.] M. B.) im Freilande des Innsbrucker Botanischen Gartens. (Ber. d. D. B. G. 1916, XXXIV, S. 673—676.)

Ders., Einiges aus der Biologie und Entwicklungsgeschichte des Parasiten Arceuthobium Oxycedri. (Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 1917, XXXVI, S. XVII bis XVIII) [nach Vortag].

Ders., Berichtigende Mitteilung über die Keimungsbedingungen der Samen von Arceuthobium Oxycedri (D. C.) M. B. (Ber. D. B. G. 1917, XXXV, S. 204 bis 212.)

Ders., Die Bedingungen, unter denen durch den Parasitismus der Zwergmistel (Arceuthobium Oxycedri) auf Juniperus Hexenbesen entstehen können. (Ztschr. Pflanzenkrankh. 1918, Bd. XXVIII, S. 193—200, 3 Taf.)

Heinricher, E., Arceuthobium Oxycedri (D. C.) M. Bieb. auf Cupressus. (Ber. d. D. B. G. 1920, Bd. XXXVIII, H. 6.)

Ders., Das Absorptionssystem von Arceuthobium oxycedri (D. C.) M. Bieb. (Vorläufige Mitteilung.) [Ber. D. B. G. 1921, 39. Jahrg., S. (20)—(25)].

Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Jena 1916.

Löffler, Br., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte, der Beere und des ersten Saugorgans der Mistel. (Viscum album L.) (Tharandter Forstl. Jahrb. 1923, Bd. 74., 2. Heft.)

Mac Luckie, J., A Contribution to the Physiology of the Loranthaceae of New South-Wales. Studies in Parasitism. (With Plates XIV—XVIa, 6. fig.) (The Bot. Gaz. 1923, LXXV, p. 393—369.)

Melchior, H., Über den anatomischen Bau der Saugorgane von Viscum album L. (Beiträge zur allgem. Bot., Bd. 2, Heft 2, S. 55ff.) Berlin 1921.

Mikosch, K., Über die Entstehung des Kirschgummis. (Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. W. 1906, Bd. 115, S. 911.)

Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.

Nottberg, P., Experimental-Untersuchungen über die Entstehung der Harzgallen und verwandter Gebilde bei unseren Abietineen. (Diss.) Bern 1897.

Peirce, G. J., The Dissemination and Germination of Arceuthobium occidentale, Eng. (Annals of Bot. 1905, Vol. XIX.)

Reiche, K., Bau und Leben der chilenischen Loranthacee Phrygilanthus aphyllus. (Tafel u. 9 Abb.). (Flora 1904, Bd. 93, S. 271).

Schenck, H., Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. 1. u. 2. Teil. Jena 1892/93.

Solms-Laubach, H. Graf zu, Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. (Pringsh. Jahrbücher f. wiss. Bot., Bd. VI, S. 509). Mit 8 Taf. Leipzig 1867/68.

Ders., Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoraceen. (Abh. d. naturf. Ges. zu Halle, Bd. 13, H. 3). Halle 1875.

Sperlich, A., Die Absorptionsorgane der parasitischen Samenpflanzen. (Aus Linsbauer, K., Handbuch der Pflanzenanatomie.) Berlin 1925.

Strasburger, E., Das botanische Praktikum, bearbeitet von Dr. Max Koernicke, 6. Aufl. Jena 1921.

Tubeuf, K. von, Monographie der Mistel. Oldenbourg, München 1923.

Wiesner, J., Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, Bd. I. Leipzig u. Berlin 1914.

York, H., The Anatomy and some of the Biological Aspects of the „American Mistletoe" Phoradendron flavescens Nutt., 13 Taf. (Bull. of the University of Texas n. 120.)

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Struthanthus quercicola Eichler auf Composite (Nr. 717 *b*). Kriechwurzelsystem auf dem Wirtsast. Die Kriechwurzeln rechts von der Ansatzstelle des Parasiten haben Senker in den Nährast getrieben. Etwa $^3/_5$ nat. Gr.

Fig. 2. Struthanthus Schenckii Engl. (Nr. A 146). Keimlinge in verschiedenen Entwicklungsstadien. Bei *a* u. *c* ist die Beerenhülle noch erhalten. Bei *b* sieht man die wohl ausgebildeten Kotyledonen und unter ihnen die Haftscheibe. Doppelte nat. Gr.

Fig. 3. Struthanthus Schenckii Engl. (Nr. A 146). Keimpflanze auf Nerium. Stamm und primäres Haustorium im Längsschnitt. Wirtszweig im Querschnitt. Auf dem Nährast sind zwei Anheftungsfalten übereinander ausgebildet. Im mittleren Teil des Haustoriums sieht man die dunkelerscheinenden Tracheidenzüge, an seinem Rande den dunklen Saum der aktiven peripheren Zellen. (Mikrophot. nach Handschnitt.)

Tafel II.

Fig. 4. Struthanthus quercicola Eichl. auf Hibiscus (Nr. 718*b*). Sekundäres Haustorium *h* aus einer Kriechwurzel *wu* in der Wirtsrinde *r*. Die sekundären Haustorialkerne *k* treiben Saugfäden *sf* in das Wirtsholz *ho*, das das Mark *m* umschließt. (Mikrophot. nach Handschnitt.)

Fig. 5. Struthanthus Schenckii Engl. auf Nerium (Nr. A 146). Keilförmiges sekundäres Haustorium *h* aus einer Kriechwurzel *wu* in der Wirtsrinde *r* und in dem Wirtsholz *ho*. Die zahlreichen hellen Flecken in dem Haustorium sind Steinzellgruppen. (Mikrophot. nach Handschnitt von Geh. Schenck.)

In beiden Figuren: Wirtsast und Kriechwurzel quergeschnitten.

Tafel III.

Fig. 6. Struthanthus quercicola Eichl. (Nr. 718*b*). Stück eines Querschnittes durch einen Windestengel. *e* Epidermis, *hy* Hypodermis, *r* Rindenparenchym, *b* Bastfasergruppe, *s* Siebteil, *k* Kambium, *ho* Holzteil, *m* Mark. (Zeichnung [Zeichenprisma] nach Handschnitt)

Fig. 7. Struthanthus quercicola Eichl. (Nr. 718*b*). Stück eines quergeschnittenen Windestengels mit einer Kriechwurzelanlage. *e* Epidermis, *hy* Hypodermis mit charakteristischen tangentialen Teilungswänden, *r* Rindenparenchym, *w* Teilungen in den dem Perizykel entsprechenden Lagen, aus denen die Kriechwurzel entsteht, *b* Bastfasergruppe. (Zeichnung [Zeichenprisma] nach Handschnitt.)

Fig. 8. Struthanthus quercicola Eichl. (Nr. 718*b*). Die mit *b* u. *t* bezeichnete Stelle von Fig. 11 (Taf. V). — Querschnitt durch eine Kriechwurzel mit der Anlage eines Sekundärhaustoriums — stärker vergrößert. *r* Rindenparenchym, *t* Teilungen vor den Bastgruppen, die zur Bildung des Sekundärhaustoriums beitragen, *b* Bastfasergruppe, *s* Siebteil, *k* Folgekambium, das das sekundäre Dickenwachstum der Mutterwurzel einleitet, *ho* primärer Holzteil. (Zeichnung [Zeichenprisma] nach Handschnitt.)

Tafel IV.

Fig. 9. Struthanthus quercicola Eichl. (Nr. 718*b*). Kriechwurzelspitze im Längsschnitt. Außen die in Fetzen sich ablösenden Zellen, die aus dem Dauergewebe des Mutterorganes mitgenommen sind. *r* die Anlage der Rinde, *z* die des Zentralzylinders, *p* Prokambialstränge. (Mikrophot. nach Mikrotomschnitt.)

Fig. 10. Struthanthus quercicola Eichl. (Nr. 718*b*). Querschnitt kurz hinter der Kriechwurzelspitze. Entsprechendes Bild zu Fig. 9. *r* Rinde, *tr* Tracheidenstränge, *s* Siebteile. Typische Wurzelstruktur! Die dorsiventrale Ausbildung fängt schon an, indem sich der untere Teil abplattet. (Mikrophot. nach Mikrotomschnitt.)

Tafel V.

Fig. 11. Struthanthus quercicola Eichl. (Nr. 718*b*). Kriechwurzel zu Beginn des sekundären Dickenwachstums im Querschnitt. Im unteren Teil die Anlage eines Sekundärhaustoriums. (*r* Rinde, *b* Bastfasergruppe, *k* Folgekambium, *ho* primärer Holzteil, *t* Teilungen vor den Bastfasergruppen, *me* meristematisch gewordenes Rindenparenchym, *ha* Hartzellgruppe, deren Zellgrenzen kaum mehr sichtbar sind, *st* Steinzellwiderlager zu beiden Seiten der Haustorienanlage. (Mikrophot. nach Handschnitt.)

Fig. 12. Struthanthus quercicola Eichl. (Nr. 718*b*). Stärkere Vergrößerung eines Teiles, der etwa der auf Taf. II in Fig. 4 mit *sf* bezeichneten Stelle entspräche. *h* an das Wirtsgewebe grenzender Teil des sekundären Haustoriums, *tre* Trennungsstreifen, *g* Grenze zwischen Parasit und Wirt, *sf* Saugfäden, die in dem aus Wirtsgewebe gebildeten Gummibrei liegen, *ho* die durch die Einwirkung des Parasiten angegriffenen Holzzellen, *m* angegriffene Markzellen des Wirtes. (Mikrophot. nach Handschnitt.)

Tafel VI.

Fig. 13. Struthanthus Schenckii Engl. (Nr. A 146). Primäres Haustorium auf Nerium. Wirt im Querschnitt. Grenze zwischen Parasit (links) und Wirt (rechts). Die Randzellen (mit Kernen gezeichnet) dringen papillenförmig in die Wirtsrinde ein. Die Wirtszellen werden teilweise auseinander geschoben und teilweise eingedrückt.

Fig. 14. Eine Stelle aus demselben Präparat, die den Anfang des Eindringens einer peripherischen Haustorienzelle (mit Kern) in die Wirtsrinde zeigt. Parasit rechts, Wirt links.

Fig. 15. Ein Zwischenstadium zwischen denen der beiden vorigen Figuren. Auffällig ist die Menge der vor der eindringenden Zelle liegenden Interzellularsubstanz. Parasit oben, Wirt unten.

Die Figuren 13—15 sind mit Hilfe eines Zeichenprismas nach Mikrotomschnitten gezeichnet. Daher erscheinen die Zellwände gequollen. *g—g* bedeutet die Grenze zwischen Parasit und Wirt.

Fig. 16. Struthanthus Schenckii Engl. (Nr. A 146). Das Haustorium (Zellen mit Stärkekörnern) hat eine Bastfasergruppe der Wirtsrinde (Nerium) umwachsen. Oben ist eine vollständig getrennte Bastfaser schon ziemlich weit in Auflösung begriffen. Die drei unteren Bastfasern zeigen ebenfalls Auflösungserscheinungen.

Die Zeichnung ist nach einem von Herrn Geh. Schenck angefertigten Handschnitt mit Hilfe des Zeichenprismas entworfen.

Über die Entstehung der Ästivationsformen von Kelch und Blumenkrone dikotyler Pflanzen und über die Beziehungen der Deckungsweisen zur Gesamtsymmetrie der Blüte.

Von **Johannes Reinsch.**

Mit 9 Abbildungen im Text und Tafel VII—IX.

Einleitung.

Wenn man eine Blütenknospe näherer Betrachtung unterzieht, so sieht man, daß die einzelnen Blätter, insbesondere die Kelch- und Kronblätter, in ganz bestimmter Weise angeordnet sind. Die Knospenlage der einzelnen Blätter einerseits und das Lageverhältnis eines Blattes zu seinem Nachbarblatt andererseits hat schon seit langer Zeit das Interesse der Systematiker und Morphologen erregt und spielt noch heute in der Blütenmorphologie eine wichtige Rolle. Es ist ja allgemein bekannt, daß bei einer ganzen Anzahl von Familien und Gattungen sowohl die Knospenlage der einzelnen Blätter als auch die Anordnung sämtlicher Glieder eines Wirtels konstant sind. So möchte ich z. B. an den Formenkreis der Contortae erinnern, der ja seinen Namen daher hat, daß die Kronblätter in der Knospe eine gedrehte Ästivation besitzen. Auch bei den Papilionaceen, Caesalpiniaceen, Mimosaceen, Scrophulariaceen usw. treten bestimmte Ästivationen bei Kelch und Krone auf, die teilweise systematische Bedeutung erlangt haben.

Die Terminologie für alle Erscheinungen, die mit der Anordnung der Blätter in der Knospe im Zusammenhang stehen, stammt in erster Linie von Systematikern. Leider ist diese, wie wir sehen werden, eine etwas unglückliche insofern, als einerseits mehrere Ausdrücke existieren, die ein und dasselbe bezeichnen und andererseits ein einziger Begriff für verschiedene Erscheinungen angewandt worden ist.

Linné[1]), von dem der Ausdruck Ästivation stammt, gibt an, daß die Ästivation die Lage der Blumenblätter in der Blütenknospe,

1) Vgl. Linné, Termini Botanici. Hamburg 1781.

die „Kronenlage“ sei. Richard versuchte den Begriff Ästivation durch „Praefloratio“ zu ersetzen. Unter „Praefloratio“ verstand er die „Blütenknospenlage“ und stellte dieser die „Praefoliatio“, die „Knospenblätterlage“ gegenüber. In der französischen Literatur bürgerte sich das von Richard eingeführte Wort als „Préfloraison“ ein. Payer spricht z. B. in seiner „Organogénie“ stets von „Préfloraison“, während de Candolle[1]) zwischen Préfloraison und Estivation keinen Unterschied macht. In der von Römer angefertigten Übersetzung der „Theoretischen Anfangsgründe der Botanik“[2]) ist jedoch angegeben, daß die Praefloratio die Weise ist, wie die Blumen vor ihrer Öffnung in der Knospe zusammengelegt sind, während die Ästivation sowohl die Blütezeit als auch den Zustand der Blumenkrone vor ihrer Entfaltung in der Knospe bezeichnet. Mit anderen Worten soll die Ästivation die Beschaffenheit der Pflanze im Sommer anzeigen. In der deutschen Literatur herrschte ebenfalls keine Begriffsklarheit. Bald ist von Praefloratio und Praefoliatio die Rede, bald spricht man von Ästivation und Vernation. Später verschwinden die Ausdrücke Praefloratio und Praefoliatio und dafür werden die Termini Aestivatio und Vernatio angewandt. Damit ist aber auch die Bedeutung der zuletzt genannten Ausdrücke eine andere geworden, denn man verstand nunmehr unter Ästivation und Vernation dasselbe, was man früher Praefloratio und Praefoliatio genannt hatte, während die alte Bedeutung „Blütezeit“ bzw. „Zustand der Pflanze im Sommer“ für Aestivatio und „Zustand der Pflanze im Frühling“ für Vernatio nicht mehr verwendet wurden. Später wurde sogar zwischen Aestivatio und Vernatio kein strenger Unterschied mehr gemacht. Wydler[3]) gebraucht z. B. sowohl für Aestivatio wie für Vernatio den Ausdruck „Knospenlage“. Allerdings unterscheidet er noch Knospenlage eines Blattvereins (Aestivatio) und Knospenlage eines einzelnen Blattes (Vernatio), während Eichler[4]) entweder nur von Knospenlage oder von Praefloratio spricht. (Vgl. die Bezeichnungen aufsteigende, absteigende bzw. quincunciale Knospenlage usw.) In neuester Zeit bezeichnet man als Knospenlage die Vernation, während man Ästivation mit Knospendeckung verdeutschte. Leider trifft der Ausdruck Knospendeckung nicht ganz das, was unter Ästivation zu verstehen ist, da nur dort von Knospendeckung gesprochen werden kann, wo wirklich eine Deckung, d. h.

1) A. P. de Candolle, Organographie végétale.

2) Vgl. ders., Theoretische Anfangsgründe der Botanik, Übers. v. Römer, Zürich 1815.

3) Wydler, Die Knospenlage der Blüten, Flora 1851, S. 113.

4) Eichler, Blütendiagramme.

ein Übergreifen benachbarter Blätter bzw. Zipfel eines Wirtels, oder ein Aufeinanderliegen der einzelnen Blätter in der Knospe zu beobachten ist. Dagegen ist es ein Nonsens, von klappiger oder offener Knospendeckung zu reden. Das Wort Knospendeckung hat also nur für die Formen der deckenden Ästivation einen Sinn und soll deshalb hier nur in diesen Fällen angewandt werden, während in anderen Fällen, wo keine Deckung auftritt, nur von Ästivation die Rede sein soll. Im Gegensatz zu Vernation soll als Ästivation das Lageverhältnis bezeichnet werden, in welchem sich die einzelnen Blätter **eines** Blattkreises, insbesondere des Kelches und der Blumenkrone, im Knospenzustande befinden [1]).

Wenden wir uns jetzt der Terminologie der einzelnen Ästivationsformen zu.

I. 1. Die imbrikate Ästivation, die früher auch als imbrikative Ästivation und von de Candolle als Estivation irrégulière bezeichnet worden ist, ist dadurch charakteristisch, daß einzelne Blätter nach beiden Seiten decken bzw. beiderseits gedeckt werden, andere wiederum einseitig decken. Im Deutschen gebrauchte man dafür die Ausdrücke „dachziegelige“ bzw. „deckende“ Knospenlage [2]), doch halte ich den letzten Ausdruck für irreführend, da die contorte Ästivation auch eine Form der deckenden Ästivation ist. Deckungsweisen der imbrikaten Ästivation sind die cochleare und und die quincunciale. Als „cochlear“ bezeichnet man die Deckungsweisen fünfgliedriger Wirtel, bei welchen ein Blatt ganz außen, eins ganz innen und drei halb außen und halb innen liegen. Cochleare Deckungsweisen sind die aufsteigende und die absteigende Deckung. Doch sind dies nicht die einzigen hierher gehörigen Deckungsweisen, sondern nur die wichtigsten. Bei der aufsteigenden Deckung findet eine Deckung aller Teile in der Richtung vom Deckblatt zur Achse hin statt, während bei der absteigenden Deckung eine solche in der Richtung von der Achse zum Deckblatt erfolgt. Eine sehr wichtige Deckungsweise ist fernerhin die quincunciale. De Candolle, von dem der Ausdruck „quincuncial“ stammt, versteht darunter eine Deckungsweise, bei der stets zwei Blätter ganz außen, zwei ganz innen und eins halb außen und halb innen liegen. Heute sagt man, daß bei dieser Ästivation die Glieder

1) War nach Linnés Angaben die Ästivation nur die „Kronenlage“, so versteht man jetzt auch noch die „Kelchlage“ usw. darunter.

2) z. B. Wydler spricht stets von „deckender“ Knospenlage.

eines fünfgliederigen Wirtels eine Deckung in der Richtung der Blattspirale erkennen lassen.

2. Die contorte Ästivation ist, wie schon erwähnt wurde, eine besondere Form der deckenden Ästivation, und zwar eine solche, bei der alle Glieder einseitig decken. Entweder wird stets der linke oder stets der rechte Rand aller Blätter gedeckt und dementsprechend unterscheidet man rechts- und linksgedrehte Deckung.

II. 1. Die valvate Ästivation. Unter valvater oder klappiger Ästivation versteht man eine solche, bei der nur eine Berührung, nicht aber ein Übergreifen der Blattränder benachbarter Blätter eines Wirtels zu beobachten ist. Besondere Abarten dieser Ästivation sind die induplikativ- und reduplikativ-valvate Ästivation, auf die später noch zurückzukommen sein wird.

2. Eine aperte Ästivation ist dann vorhanden, wenn die Glieder eines Blattkreises sich weder decken noch berühren. Die Blattränder benachbarter Blätter erreichen sich also nicht.

Wydler[1]) hat in einer sehr ausführlichen Arbeit versucht, auf Grund der Deckungsweise die verschiedenen Ästivationsformen einzuteilen. Er spricht in seiner Arbeit von deckender, gedrehter und klappiger Ästivation[2]). Hinsichtlich der deckenden Ästivation gibt er an, daß man unterscheiden müsse: 1. eutopische Deckung, 2. metatopische Deckung, 3. Deckung bei symmetrischen Blüten. Eutopisch ist eine Deckung dann, wenn die Deckungsweise der genetischen Folge der Blätter entspricht; d. h. wenn die älteren Blätter eines Wirtels stets die jüngeren decken. Bei der metatopischen Deckung verläuft die Ästivation zuwider der Richtung der Blattspirale. Unter Deckung bei symmetrischen Blüten versteht Wydler die absteigende bzw. aufsteigende Ästivation[3]). Die gedrehte Ästivation betrachtet er ebenso wie die klappige gesondert. Während für die klappige Ästivation diese Sonderstellung gerechtfertigt ist — sie stellt ja einen Typus der nicht-deckenden Ästivation dar — ist, wie schon erwähnt wurde, eine Gegenüberstellung der gedrehten und deckenden Ästivation weniger exakt. Auch gegen die Einteilung

---

1) Vgl. Wydler a. a. O.

2) Um eine klarere Darstellung geben zu können, habe ich das von Wydler verwendete Wort Knospenlage durch das Wort Ästivation ersetzt.

3) Wie wir später sehen werden, gibt es aber auch noch andere symmetrische Deckungsweisen als die eben angeführten, die Wydler hier nicht berücksichtigt hat (vgl. dazu Abb. 1 Fig. 1—8).

in die drei Untergruppen der deckenden Ästivation muß Einspruch erhoben werden. Bei manchen Wirteln finden sich nämlich Deckungsweisen, die man mit derselben Berechtigung, mit der sie Wydler als Deckung bei symmetrischen Blüten anführt, als eutopisch bezeichnen kann. So sind z. B. Kelche, die aufsteigend angelegt werden und aufsteigend decken (vgl. Papilionaceen) hinsichtlich ihrer Ästivation sowohl als eutopisch wie als symmetrisch deckend zu bezeichnen. Da nun Wydler an anderer Stelle angibt, daß bei symmetrischen Blüten nur metatopische Deckung vorkommt, so müßte der Kelch irgend einer Papilionacee nach Wydlers Angaben 1. eutopisch decken, weil seine Ästivation eine der Entstehungsfolge entsprechende ist, 2. metatopische Deckung zeigen, da die Deckung nicht der $^2/_5$ Spirale entspricht, 3. als symmetrisch deckend zu bezeichnen sein, da die Deckung eine aufsteigende ist. Das eben erwähnte Beispiel dürfte wohl deutlich zeigen, daß es unmöglich ist, auf Grund der Wydlerschen Einteilung die verschiedenen Deckungsweisen deutlich auseinanderzuhalten. Die Verhältnisse werden aber sofort klar, wenn wir als metatopisch nicht mehr eine Ästivation bezeichnen, die zuwider der Richtung der Blattspirale verläuft, sondern eine solche, bei der die Deckungsweise der genetischen Folge der Blätter **nicht** entspricht.

Stellen wir also jetzt die metatopische Deckung der eutopischen in der angegebenen Weise gegenüber, so genügen diese beiden Gruppen, um alle vorkommenden Fälle aufzunehmen. Die dritte Gruppe, die der Deckung bei symmetrischen Blüten, erübrigt sich vollkommen. Einige Beispiele mögen das bestätigen. Der Kelch von Nemesia entsteht absteigend und zeigt eine absteigende Deckung; also ist er eutopisch. Die Kelche von Verbascum, Antirrhinum usw. entstehen absteigend, decken aber aufsteigend, folglich ist ihre Deckung metatopisch.

Auf die von Schumann angegebene Einteilung möchte ich hier nicht näher eingehen, sondern nur erwähnen, daß er auf Grund der Entstehung der Glieder eines Wirtels Deckung bei succedan und Deckung bei simultan angelegten Gliedern unterscheidet. Doch stellte es sich heraus, daß man auch in dieser Weise die einzelnen Deckungsweisen nicht auseinanderhalten kann. Schumann behauptet z. B., daß in allen Fällen, wo absteigende bzw. aufsteigende Deckung vorliegt, die Entstehungsfolge der Blätter eine succedane ist. Es gibt aber sehr viel Fälle, wo wir eine derartige Deckungsweise konstant antreffen, die Glieder aber simultan entstehen. Dies ist z. B. bei vielen Blumenkronen von Skrophulariaceen (vgl. Alonsoa, Mimulus, Skrophularia) der Fall. Weiterhin ist zu bemerken, daß Schumann die absteigende

und die aufsteigende Deckung der imbrikaten Ästivation gegenüberstellt, obwohl diese beiden Deckungsweisen nur konstant gewordene Einzelfälle der imbrikaten Ästivation sind.

Wir haben eben gesehen, daß es nicht möglich ist, auf Grund der Deckungsweise oder der Entstehungsfolge die verschiedenen Arten der Ästivation genau auseinanderzuhalten. Deshalb möchte ich auch hier von der Beibehaltung der eben angeführten Einteilung absehen und nur die Ästivationsformen, bei denen eine Deckung vorhanden ist, den anderen Ästivationsformen, bei denen eine solche fehlt, gegenüberstellen. Während zu den zuerst genannten Formen die imbrikate und die contorte Ästivation gehören, sind die valvate und die aperte Ästivation zu den Formen der nichtdeckenden Ästivation zu rechnen.

Wir haben also auseinanderzuhalten:

I. Formen mit deckender Ästivation:
   1. die imbrikate
   2. die contorte
   } Ästivation.

II. Formen mit nichtdeckender Ästivation:
   1. die valvate
   2. die aperte
   } Ästivation.

I. Die Formen der deckenden Ästivation.

1. Die imbrikate Ästivation.

Die imbrikate Ästivation ist, wie schon erwähnt wurde, dadurch charakteristisch, daß die benachbarten Blätter eines Wirtels dachziegelartig decken. Die Deckung, die hier auftritt, ist entweder eine seitliche oder laterale, d. h. die beiden benachbarten Blätter greifen nur mit ihren Blatträndern übereinander, oder eine apikale, d. h. die einzelnen Blätter sind in der Knospe so angeordnet, daß sie aufeinander zu liegen kommen. Laterale und apikale Deckung sind entweder getrennt oder gleichzeitig in einem Wirtel zu beobachten. Die laterale Deckung kommt in der Regel zustande, wenn ein genügend starkes Breitenwachstum bei den einzelnen Gliedern vorhanden ist, wenn, wie Schumann sagt[1]), „die Maximalbreite jeder Lamia größer ist als $\frac{2\pi r}{m}$, wobei unter m die Zahl der Glieder des Zyklus zu verstehen

1) Vgl. Schumann, Die Astivation der Blüten und ihre mechanischen Ursachen, Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. IV, 1886.

ist". Die apikale Deckung jedoch wird hervorgerufen durch ein hyponastisches Wachstum der einzelnen Blätter[1]).

Betrachten wir die einzelnen Deckungsweisen der imbrikaten Ästivation genauer, so stellt sich heraus, daß es einerseits solche gibt, die labil auftreten und andererseits solche, die stabil sind. Von labilen Deckungsweisen können wir dann sprechen, wenn die Deckung der Glieder eines Wirtels bei ein und derselben Pflanze von Fall zu Fall verschieden ist, d. h. also wenn die Deckung veriabel ist. Stabile Deckungsweisen sind solche, die bei Kelchen oder Blumenkronen derselben Pflanzen konstant anzutreffen sind.

Den eben gemachten Angaben zufolge empfiehlt es sich, bei der Besprechung der einzelnen Fälle stets auseinanderzuhalten, ob die Deckung eine laterale bzw. apikale ist, oder ob beide Deckungen anzutreffen sind. Außerdem müssen die Fälle, bei denen eine labile Deckung zu beobachten ist, von denen mit stabil auftretender Deckung unterschieden werden. Somit ergeben sich folgende sechs Fälle der imbrikaten Ästivation:

Die labile-laterale und die stabile-laterale Deckung, fernerhin die labile-apikale und die stabile-apikale Deckung, schließlich die labile-laterale und apikale und die stabile-laterale und apikale Deckung.

Fälle, wo die Deckung nur eine **labile-laterale** ist, sind mir weder für den Kelch noch für die Krone bekannt. Jedoch kommen

stabile-laterale Deckungsweisen

beim Kelch und bei der Blumenkrone vor.

Kelche.

So zeigen z. B. die Kelche von Phygelius capensis, Verbascum thapsiforme, Bacopa amplexicaulis, Gratiola officinalis und Chaenostoma polyanthum nur eine laterale Deckung. Das hyponastische Wachstum der einzelnen Glieder wird, wo es vorhanden ist, sehr bald abgeschwächt

1) Die Bildung einer apikalen Deckung bringt es mit sich, daß zwei jeweils benachbarte Blätter auch eine laterale Deckung zeigen. Die laterale Deckung ist hier eine Begleiterscheinung der apikalen Deckung, und ist in solchen Fällen wohl zu unterscheiden von der lateralen Deckung, die durch ein entsprechendes Breitenwachstum der einzelnen Blätter hervorgerufen wird. Wenn sich eine Blumenkrone, bei der die apikale Deckung ausschließlich auftritt, entfaltet, so wird dadurch auch die durch die apikale Deckung bedingte laterale Deckung aufgehoben. Blumenkronen, bei denen jedoch durch ein genügendes Breitenwachstum der einzelnen Blätter oder Zipfel eine laterale Deckung zustandegekommen ist, lassen diese auch noch nach der Entfaltung mehr oder weniger gut erkennen.

und aufgehoben und deshalb unterbleibt hier die Bildung einer apikalen Deckung. Da jedoch das Breitenwachstum der einzelnen Glieder genügend stark entwickelt ist, so kommt eine laterale Deckung zustande, die entweder eutopisch oder metatopisch sein kann.

Bei Phygelius wird der Kelch absteigend angelegt. Alle Glieder erfahren eine dieser Entstehungsfolge entsprechende Förderung und diese bedingt die Bildung einer eutopisch-absteigenden Deckung.

Bei Verbascum dagegen tritt eine metatopisch-aufsteigende Deckung ein. Die Kelchblätter entstehen zwar ebenfalls in absteigender Reihenfolge[1]), doch gleichen sich die Größenunterschiede der einzelnen Blätter schon auf sehr jungen Entwicklungsstadien aus, was damit zusammenhängt, daß sehr bald ein Umschlag in der Förderung der einzelnen Organe einsetzt, der dazu führt, daß die abaxial gelegenen Blätter zunächst die Größe der adaxial liegenden erreichen, später aber letztere sogar noch übertreffen. Dieser Förderungsumschlag hat großen Einfluß auf die Bildung der lateralen Deckung insofern, als auch hier die geförderten Blätter zu deckenden werden. Da nun in diesem Fall die abaxiale Seite gegenüber der adaxialen bevorzugt ist, entsteht eine aufsteigende Kelchdeckung.

Aus diesen beiden Fällen ist zu ersehen, daß die laterale Deckung nicht die Entstehungsfolge der Kelchblätter anzeigt, wohl aber Auskunft gibt darüber, welche Förderungsverhältnisse zur Zeit der Bildung der Kelchdeckung zu beobachten sind. Wie wir auch später noch sehen werden, werden beim Kelch stets die geförderten Blätter zu deckenden, während die im Wachstum zurückbleibenden Organe gedeckt werden.

Bei Gratiola, Bacopa und Chaenostoma entsteht der Kelch quincuncial[2]). Das erste Kelchblatt wird in allen drei Fällen auf der linken Seite des Deckblattes angelegt, das zweite Blatt entsteht an der der Achse zugewandten Seite usw. Die Förderung der einzelnen Glieder entspricht zunächst ganz der Entstehungsfolge und da ein genügend starkes Breitenwachstum vorhanden ist, kommt in allen Fällen eine eutopisch-quincunciale laterale Deckung zustande. Bei Bacopa wird das adaxiale Blatt schon sehr bald besonders groß, es übertrifft auch noch bei dem vollentwickelten Kelch alle übrigen an Größe[3]). Doch wird durch die Bevorzugung dieses Blattes die eingetretene Deckung nicht

1) Vgl. Muth, Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceenblüte, Fünstücks Beiträge zur wissensch. Botan., Bd. III, Abt. 2.

2) Entwicklungsgeschichte von Gratiola vgl. bei Muth a. a. O.

3) Dies tritt auch bei Gratiola ein, doch ist die Bevorzugung dieses Blattes gegenüber den anderen nicht so bedeutend wie bei Bacopa.

verändert, was ja auch nicht zu erwarten ist, da das Blatt von vornherein nach beiden Seiten hin deckt.

Daß in den eben erwähnten fünf Fällen die Deckung stabil ist, dürfte damit zusammenhängen, daß in jedem der einzelnen Fälle konstante

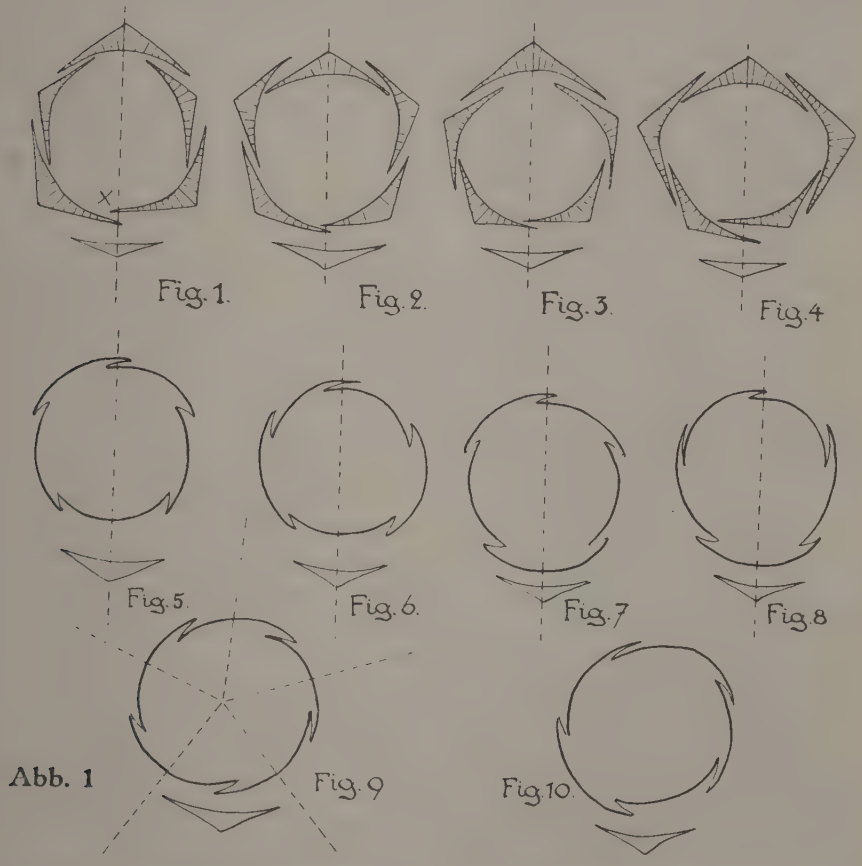


Abb. 1

Abb. 1. Verschiedene Deckungsweisen von Kelchen (Fig. 1—4) und Blumenkronen (Fig. 5—10).

Fig. 1 Quincunciale, Fig. 2 aufsteigende, Fig. 3 absteigende, Fig. 4 symmetrische Kelchdeckung (von Linaria), Fig. 5 aufsteigende, Fig. 6 quincunciale (Rhinanthoideen), Fig. 7 quincunciale, Fig. 8 aufsteigende Deckung der Blumenkrone, Fig. 9 contorte Deckung, Fig. 10 cochleare unsymmetrische Deckungsweise. Die gestrichelte Linie stellt die Ästivationsebene dar.

Förderungserscheinungen zu beobachten sind. Entweder erfolgt die Förderung stets in quincuncialer Reihenfolge (Gratiola, Bacopa, Chaeno-

stoma) oder es liegt stets Exotrophie (Verbascum) bzw. Endotrophie (Phygelius) vor.

Die Kelchdeckung ist in allen fünf Fällen eine spiegelsymmetrische. Die Ästivationsebene, d. i. die Ebene, zu deren beiden Seiten alle Glieder spiegelbildlich decken, fällt stets mit der durch das Gynoeceum angezeigten Symmetrieebene der Blüte zusammen [1]).

In Abb. 1, Fig. 2 ist die Kelchdeckung von Verbascum wiedergegeben. Fig. 3 zeigt die Kelchdeckung von Phygelius und Fig. 1 die von Bacopa, Gratiola und Chaenostoma. Die gestrichelte Linie stellt die Äestivationsebene des Kelches dar, die, wie schon erwähnt, mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt.

Das eben Erläuterte dürfte wohl deutlich genug dafür sprechen, daß hier die Symmetrieverhältnisse der Blüte in der Deckungsweise der einzelnen Kelchblätter ihren Ausdruck finden. Wir haben also außer der Entstehungsfolge und der Förderung der Glieder des Kelches auch noch in der Deckungsweise der einzelnen Blätter eine Einzelerscheinung vor uns, in welcher die Gesamtsymmetrie der Blüte zum Ausdruck kommt. Wenngleich, wie schon erwähnt wurde, die Kelchdeckung aufs engste verknüpft ist mit den Förderungsverhältnissen der einzelnen Blätter, so dürfte sie doch insofern besondere Bedeutung haben, als oft später, nach dem Eintritt der Deckung, andere Förderungsverhältnisse auftreten. Da aber in der Regel eine gebildete Deckung nicht mehr verändert wird [2]), so sind aus der Deckungsweise stets die ursprünglichen Förderungsverhältnisse zu erkennen und dies dürfte wichtig sein für die Beurteilung der Symmetrieverhältnisse des Kelches.

Auch der Kelch von Petunia soll an dieser Stelle erwähnt werden. Hier tritt neben der in der Regel anzutreffenden eutopisch-quincuncialen lateralen Deckung eine Deckungsweise auf, die von besonderem Interesse ist für die Beurteilung der Symmetrieverhältnisse des Kelches in Bezug auf die der anderen Blattkreise. Die Kelchblätter werden in allen Fällen in quincuncialer Reihenfolge angelegt, und zwar bildet sich das erste Blatt zwischen Deckblatt und dem fertilen Vorblatt. Das zweite Blatt entsteht adaxial, das dritte wieder abaxial usw. Zunächst erfahren alle Glieder eine ihrer Entstehungsfolge entsprechende Förderung und da ein hinreichendes Breitenwachstum auftritt, entsteht eine eutopisch-

1) Es ist noch zu bemerken, daß die Ästivation insofern nicht ganz spiegelsymmetrisch ist, als von dem einen Blattpaar, durch welches die Ästivationsebene hindurchgeht (vgl. die in Abb. 1 Fig. 1 mit x bezeichnete Stelle), stets nur ein Blatt das deckende sein kann, während das andere gedeckt werden muß.

2) Ausnahme: Petunia; vgl. später.

quincunciale laterale Deckung. Das hyponastische Wachstum der einzelnen Kelchblätter schwindet frühzeitig und so kommt eine apikale Deckung hier nicht in Frage. In vielen Fällen wird die erwähnte laterale Deckungsweise beibehalten, zuweilen wird aber aus der eutopischen Deckung später eine metatopische. Wie kommt dieser Wechsel in der Ästivation zustande? Es zeigt sich, daß nach der Entstehung der Deckung das genetisch fünfte Blatt gegenüber seinen benachbarten Blättern bevorzugt wird, und zwar in der Weise, daß eine Förderung der Innenseite einsetzt, derzufolge dieses Blatt in bezug auf die beiden Nachbarblätter zu einem deckenden wird. (Vgl. dazu Abb. 2, Fig. 1 und 2.) Das epinastische Wachstum ist an der Basis des Blattes am stärksten entwickelt.

Abb. 2

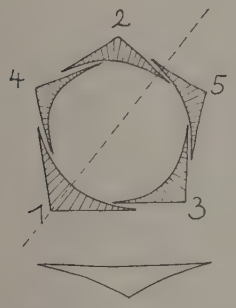


Fig. 1

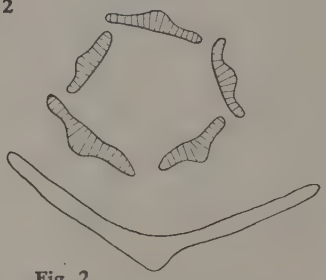


Fig. 2

Abb. 2. Metatopische Kelchdeckung von Petunia nyctaginiflora.
Fig. 1 schematisiert, mit Ästivationsebene, Fig. 2 nach einem Mikrotomschnitt gezeichnet.

Betrachten wir jetzt die Symmetrieverhältnisse der Blüte in Bezug auf diese Erscheinung genauer, so sehen wir folgendes: In den Fällen, wo die Deckung eine eutopisch-quincunciale ist, fällt die Ästivationsebene des Kelches, die hier durch die Mitte des zweiten Blattes geht, nicht mit der Symmetrieebene der Blüte zusammen, denn diese geht stets durch die Mitte des genetisch ersten Blattes. Ist aber die Deckung metatopisch geworden, so fallen Ästivationsebene des Kelches und Symmetrieebene der Blüte zusammen.

Meiner Ansicht nach ist diese Symmetrietransgression [2]) des Kelches, die durch die Veränderung der Deckungsweise in Erscheinung tritt, ein

1) Vgl. Eichler, Flora 1869, p. 104.

2) Der Ausdruck stammt von M. Hirmer aus: Die fossilen Pflanzen Ägyptens D. Filiciales, München 1925, Verlag d. Bayr. Akademie d. Wissenschaften.

Ausdruck der Gesamtsymmetrie der Blüte. Beim Gynoeceum, Androeceum und bei der Blumenkrone findet die schräge Dorsiventralität der Blüte durch das Vorhandensein verschiedenster Förderungserscheinungen ihren Ausdruck[1]), wenn sie sich beim Kelch in der angegebenen Weise ausprägt, sollte dies uns Wunder nehmen?

Blumenkrone.

Bei Schizanthus pinnatus sind in der Regel zwei Deckungsweisen anzutreffen. Entweder ist die Deckung eine in der Symmetrieebene aufsteigende (Abb. III ,Fig. 1) oder es deckt das dem ersten Kelchblatt gegenüberstehende Kronblatt[2]), welches im ersten Falle beiderseits gedeckt ist, seinerseits nach beiden Seiten. Eichler gibt an, daß bei

Abb. 3

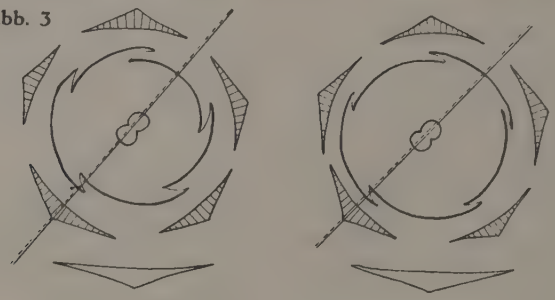


Fig. 1 Fig. 2

Abb. 3. Zwei Deckungsweisen der Blumenkrone von Schizanthus pinnatus. Beide vereinfacht (gestrichelt: Ästivationsebene, schwarz Symmetrieebene der Blüte).

der Blumenkrone noch andere Deckungsweisen auftreten, doch habe ich solche niemals beobachten können. Deshalb glaube ich die Blumenkrone dieser Pflanze zu denen rechnen zu können, deren Deckung in der angegebenen Weise stabil ist. Wie Querschnitte durch die jungen Blütenknospen zeigen, so läßt sich schon sehr bald eine Bevorzugung verschiedener Teile der simultan entstandenen Blumenkrone beobachten, und zwar in der Weise, daß die Glieder an ihrer Basis ein umso stärkeres Breitenwachstum zeigen, je mehr sie in der Nähe des ersten Kelchblattes liegen. Infolge dieses Wachstums entsteht hier eine in der

1) Vgl. Eichler, Blütendiagramme I, S. 204 und Goebel, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Aufl. 1924, S. 372 ff.

2) Das erste Kelchblatt steht, wie bereits von Wydler und Eichler richtig angegeben wurde, zwischen Deckblatt und α Vorblatt, jedoch nicht dem Deckblatt gegenüber!

Symmetrieebene aufsteigende laterale Deckung. Taf. VII, Fig. 2 zeigt eine junge Blütenknospe. Wir sehen daran, daß die laterale Deckung bei den mit den großen Staubblättern alternierenden Kronblatt und dessen benachbarten Kronteilen noch nicht zu beobachten ist, da sie etwas später entsteht. Diese in der Symmetrieebene aufsteigende Krondeckung ist am Grunde der Blumenkrone am besten zu beobachten; in den oberen Teilen derselben tritt sie weniger deutlich hervor, da hier vier Kronteile in mehrere Lappen zerfallen[1]). Daß diese Deckungsweise aber auch dort noch gut erkennbar ist, zeigt ein Vergleich der Fig. 3 mit Fig. 4. Wir haben gesehen, daß die Kronteile an der Basis in der Weise gefördert sind, daß die mit dem ersten Kelchblatt alternierenden Kronteile die breitesten sind. Was nun die Größe der einzelnen Zipfel anbelangt, so beobachten wir gerade die gegenteilige Erscheinung: der dem ersten Kelchblatt gegenüberstehende Kronzipfel ist der größte. Schon sehr bald erfährt dieser Zipfel gegenüber dem anderen eine Bevorzugung. Tritt diese in Erscheinung, wenn bereits alle Kronzipfel eine Deckung erkennen lassen, so entsteht die eben beschriebene Deckung. Ist die Förderung aber schon früher nachweisbar, so wird dieses Kronblatt zu einem nach beiden Seiten deckenden.

Aus diesen Angaben geht hervor, daß hier die Bildung der zwei Deckungsweisen in direktem Zusammenhang steht mit den Förderungserscheinungen der Blumenkrone. Stets werden die geförderten Teile zu deckenden. Es ist noch zu bemerken, daß der geförderte Kronzipfel auch allein eine apikale Deckung dadurch übernimmt, daß er infolge seiner starken Entwicklung die beiden großen Staubblätter überwächst (vgl. Fig. 1).

Die in der Blüte herrschende Gesamtsymmetrie prägt sich an der Deckung der Blumenkrone in der Weise aus, daß die beiden Deckungsweisen symmetrisch sind, d. h. daß in beiden Fällen die Ästivationsebene der Blumenkrone mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt (vgl. Abb. 3, Fig. 1 und 2).

Die labil-apikale Deckung.

Kelche. Blumenkrone.

Für den Kelch sind mir keine Fälle bekannt, wo die Deckungsweise eine derartige ist, dafür findet sich diese häufig bei der Blumenkrone, und zwar namentlich bei Blumenkronen von Sympetalen. Bei

1) Die beiden mit dem ersten Kelchblatt alternierenden Kronblätter sind zweilappig, die benachbarten dreilappig; vgl. dazu auch Fig. 1 der Tafel I.

Skrophulariaceen und Solanaceen tritt z. B. die lapil-apikale Deckung vielfach bei Blüten auf, deren Blumenkronen radiär oder nur schwach dorsiventral sind. Als Beispiel seien hier Pentstemon barbatus, Phygelius capensis, Nierembergia frutescens und Nicandra physaloides angeführt. Bei den vier erwähnten Pflanzen wird die Krone simultan angelegt. Während anfangs alle Glieder gleichmäßig an Größe zunehmen, tritt von einem gewissen Zeitpunkt ab bei den einzelnen Gliedern ein verschiedenartiges Verhalten und zwar hinsichtlich ihres hyponastischen Wachstums ein. Letzteres gibt Veranlassung zur Bildung einer apikalen Deckung, die deshalb variabel ist, weil bald bei diesem, bald bei jenem Zipfel das hyponastische Wachstum zuerst zu beobachten ist und die anderen Zipfel sich in beliebiger Reihenfolge anschließen. Schumann meint, daß die Variabilität in der Deckung eine rein zufällige ist. Er sagt: „Wenn alle Glieder eines Wirtels alle zu gleicher Zeit angelegt werden, wenn sie alle gleichförmig an Größe zunehmen, welches soll dann in irgendeiner Weise das bevorzugte sein? Sie setzen sich eben alle so gut es geht untereinander ins Gleichgewicht und die Folge davon ist, daß alle diejenigen Fälle, die überhaupt gedacht werden können, auch auftreten müssen". Wenn die verschiedenen Deckungsweisen durch Zufall entstanden sein sollen, so müssen sie alle gleich häufig zu beobachten sein. Dieses könnte aber nur durch Untersuchungen großer Mengen von Blütenknospen ein und derselben Art ermittelt werden. Bis jetzt fehlen aber darüber entsprechende Angaben. Nur soviel läßt sich sagen, daß ich bei Blüten, deren Blumenkronen die variable apikale Deckung zeigen, niemals die contorte Deckung beobachten konnte, obwohl auch das Auftreten dieser Deckung in solchen Fällen, wo die Deckung stark variiert, zu erwarten wäre. Das gänzliche Fehlen dieser Deckungsweise ist aber sicher kein Zufall[1]). Es findet seine Erklärung darin, daß die contorte Ästivation auf eine ganz andere Weise entsteht wie die apikale imbrikate Deckung. Ebenso spricht die Tatsache, daß bei manchen Blumenkronen bestimmte apikale Deckungsweisen häufig auftreten (vgl. Verbascum), gegen die Annahme, daß hier der Zufall bei der Bildung der verschiedenen Deckungsweisen eine Rolle spielt. Allerdings dürfte in den hier erwähnten Fällen, besonders bei Nicandra ein Zufall insofern bei der Entstehung der variablen apikalen Deckung obwalten, als das hyponastische Wachstum bald bei diesem, bald bei jenem Kronteil zuerst auftritt. Diese Erscheinung hat

1) Des eben Gesagte hat, wie ausdrücklich bemerkt werden muß, nur Gültigkeit für die variable apikale Deckung, bei der variablen lateralen Deckung kommt nach Schumanns Angaben auch die kontorte Deckung, wenn zwar selten, vor.

wohl ihre Ursache im Gesamtaufbau der betreffenden Blüte und dürfte kaum abhängig sein von irgendwelchen mechanischen Einflüssen. Wenn bei anderen Blumenkronen gewisse Deckungsweisen häufiger auftreten, so findet das seine Erklärung darin, daß sich bei der Blumenkrone die Dorsiventralität der betreffenden Blüten zuerst dadurch ausgeprägt, daß entweder in vielen Fällen stets bestimmte Blätter stärker hyponastisch wachsen wie andere oder daß das hyponastische Wachstum stets bei bestimmten Blättern zuerst auftritt, bei anderen später.

Zur Veranschaulichung der eben besprochenen apikalen Deckung mögen die Fig. 19—23 der Taf. VIII dienen. Diese stellen Querschnitte durch eine Nicandra-Blütenknospe dar. Fig. 23 zeigt die durch hyponastisches Wachstum bedingte apikale Deckung. In diesem Falle handelt es sich um eine der zahlreichen Deckungsweisen, die wir bei Nicandra antreffen. Ein Blatt (Nr. 1) liegt ganz außen, ein weiteres Blatt (Nr. 5) ganz innen, die drei übrigen liegen halb außen und halb innen. Wie diese Deckungsweise mit dem hyponastischen Wachstum der Zipfel in Zusammenhang steht, geht aus den Fig. 19—22 hervor. Fig. 22 zeigt z. B., daß bei dem fünften Blatt das hyponastische Wachstum am stärksten ausgebildet ist, denn das Blatt ist in diesem Schnitt von der Fläche getroffen, während die anderen Blätter noch mehr oder weniger ihre normalen Querschnittbilder erkennen lassen. In Fig. 21 ist ähnliches bei dem dritten Blatt zu beobachten. Dieses ist von der Fläche getroffen, während die Blätter 1 und 2 noch quer getroffen sind. Aus Fig. 19 ist ersichtlich, daß das mit den beiden abaxialen Kelchblättern alternierende Kronblatt dasjenige ist, welches sich am wenigsten eingekrümmt hat. Dies ist auch nach dem in Fig. 23 wiedergegebenen Querschnitt der apikalen Deckung nicht anders zu erwarten.

Bei den Blumenkronen von Pentstemon, Phygelius und Nierembergia prägt sich die Gesamtsymmetrie der Blüte in folgender Weise aus: Bei Phygelius und Pentstemon wächst der abaxiale Teil der Kronröhre etwas stärker als der adaxiale, während bei Nierembergia sehr häufig ein ungleiches Wachstum der einzelnen Kronlappen einsetzt, das jedoch nur schwach ausgebildet ist. Durch diese sehr spät auftretenden Förderungserscheinungen erhalten diese Blumenkronen ein dorsiventrales Gepräge. Für die Beurteilung der hier herrschenden Symmetrieverhältnisse ist sehr wichtig, daß die Deckung eine labil-apikale ist. Die Deckungsweisen, die zu beobachten sind, zeichnen sich dadurch aus, daß nur in wenigen Fällen die Ästivationsebene der Blumenkrone mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt. Die relativ geringe Häufigkeit derartiger Fälle dürfte aber ein deutliches Zeichen dafür

sein, daß die Dorsiventralität der Blüte bei der Blumenkrone in geringerem Maße ihren Ausdruck findet als etwa beim Gynoeceum und Androeceum.

Bei Nicandra liegen die Verhältnisse etwas anders. Die Entstehungsfolge und Förderung der einzelnen Kronblätter ist zwar dieselbe wie die der eben erwähnten Blumenkronen, doch wachsen die einzelnen Zipfel nicht nur vor, sondern auch nach der Entfaltung gleichmäßig stark weiter.

Die Förderungsverhältnisse weisen darauf hin, daß die Blumenkrone radiär ist. Aber auch die hier anzutreffende Krondeckung dürfte anzeigen, daß die Blumenkrone zumindest nicht dorsiventral ist. Eine Dorsiventralität der Blüte prägt sich, wie wir gesehen haben und noch sehen werden, bei der Blumenkrone an der Deckung stets in der Weise aus, daß solche Deckungsweisen mehr oder weniger häufig auftreten, bei denen die Ästivationsebene mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt. Hier aber treten alle nur denkbaren Deckungsweisen auf, mithin ist die Ästivationsebene von Fall zu Fall eine andere; vorausgesetzt, daß überhaupt eine Ästivationsebene vorhanden ist, denn es treten hier auch häufig Deckungsweisen auf, bei denen es nicht möglich ist, eine Ästivationsebene anzugeben (vgl. dazu Abb. 1, Fig. 10 und Taf. VIII, Fig. 23). Das Variieren bzw. Fehlen der Ästivationsebene dürfte meiner Auffassung nach in gleicher Weise wie die überall gleichen Größenverhältnisse anzeigen, daß keine Partie der Blumenkrone irgendwie bevorzugt ist, bzw. daß die Blumenkrone radiär ist, freilich in anderer Weise radiär als Blumenkronen mit contorter Deckung[1]).

Die stabil-apikale Deckung.

Kelche.

Beim Kelch tritt eine derartige Deckungsweise ziemlich selten auf. Ich beobachtete sie in allen Fällen, wo der Kelch mehr oder weniger vollkommen zu einer Röhre verwachsen ist, z. B. bei Tozzia und Bartschia. Bei dem Kelch von Tozzia zeigen die beiden dem Deckblatt zugekehrten Zipfel ein hyponastisches Wachstum, wodurch eine apikale Deckung dieser beiden Kelchteile ermöglicht wird. Die beiden adaxialen Zipfel, die älter sind als die beiden abaxialen, zeigen das hyponastische Wachstum nicht in so ausgeprägtem Maße bzw. es geht hier dieses

1) Zur Unterscheidung von radiären Blumenkronen mit kontorter Deckung und solchen mit variabler imbrikater Deckung, dürften vielleicht die Bezeichnungen extrem-radiär" für erstere, und „normal-radiär" für letztere angebracht sein.

hyponastische Wachstum bald verloren. Bei Bartschia alpina kommt es bei den beiden adaxialen Zipfeln zu einer apikalen Deckung, eine laterale Deckung fehlt dagegen auch hier. Die beiden dem Deckblatt zugekehrten Zipfel besitzen so gut wie gar kein hyponastisches Wachstum.

Blumenkrone.

Bei der Blumenkrone tritt diese Art der Deckung häufig auf. Wir finden sie bei den Blumenkronen vieler Scrophulariaceen, Borragineen, Solanaceen und Labiaten. Bei gewissen Blüten beobachtet man mehrere bestimmte Deckungsweisen der Blumenkrone, bei anderen nur zwei und schließlich gibt es solche, bei denen nur eine Deckungsweise konstant auftritt.

Abb. 4

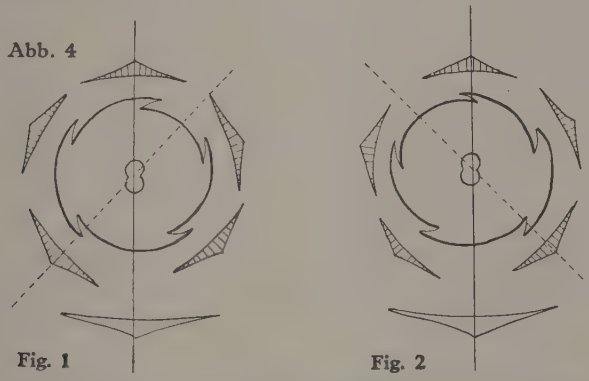


Fig. 1 Fig. 2

Abb. 4. Zwei seltene Deckungsweisen der Blumenkrone von Rehmannia angulata (Digitalis, Euphrasia). Erläuterungen im Text.

Mehrere bestimmte Deckungsweisen finden wir z. B. bei Rehmannia (angulata), Digitalis (purpurea) und Euphrasia (Rostkoviana). In der Regel beobachtet man eine in Abb. 1, Fig. 6 wiedergegebene Deckung. Die beiden Seitenlappen der Unterlippe decken den Mittellappen derselben und auch die beiden Lappen, die die Oberlippe bilden. Zuweilen tritt auch die aufsteigende Deckung auf (Fig. 8, Abb. 1); selten sind Fälle, wo der Mittellappen der Unterlippe nur einseitig deckt. (Abb. 4, Fig. 1 und 2.) Bei Rehmannia sind die zuletzt genannten Fälle noch am häufigsten. Die Entwicklungsgeschichte zeigt uns, daß in allen Fällen die Krone simultan entsteht und daß alle ihre Glieder gleichmäßig heranwachsen. Erst nach der Bildung der apikalen Deckung, deren Zustandekommen auch hier in erster Linie auf ein verschiedenes hyponastisches Wachstum der einzelnen Kronteile zurückzuführen ist, treten Größenunterschiede zwischen den einzelnen Zipfeln in Erscheinung.

Eins bedarf besonderer Erwähnung: Bei allen Rhinanthoideen, zu denen ja die drei angeführten Pflanzen gehören, beobachten wir eine in der Transversalrichtung erfolgende Förderung des jungen Blütenkörpers, welche mehr oder weniger deutlich für kürzere oder längere Zeit in Erscheinung tritt[1]). Es liegt nahe, diese Förderung, durch welche die beiden seitlich stehenden Kronteile weiter nach außen zu liegen kommen als die übrigen, in Zusammenhang zu bringen mit der bei den Rhinanthoideen in der Regel auftretenden Deckung (Abb. 1, Fig. 6). Wenn nun auch in solchen Fällen, wo es zu einer lateralen Deckung kommt, die auftretende Deckungsweise sicherlich durch derartige Wachstumsvorgänge mitbestimmt wird, so ist hier, wo nur eine apikale Deckung entsteht, ein direkter Zusammenhang zwischen Förderung des Blütenkörpers und Deckungsweise nicht erkennbar. Trotzdem ist anzunehmen, daß diese beiden Erscheinungen, Förderung des Blütenkörpers einerseits und Rhinanthoideen-Deckung andererseits zueinander in Beziehung stehen, da Förderung wie Deckungsweise mit weitgehender Regelmäßigkeit auftreten. Sie haben meiner Ansicht nach eine gemeinsame Ursache; sie sind in der Gesamtsymmetrie der Blüte begründet.

Die Dorsiventralität der eben erwähnten Blüten zeigt sich bei der Blumenkrone sowohl an der Deckung als auch an Förderungserscheinungen. Was die hier auftretenden Deckungsweisen anbelangt, so läßt sich darüber folgendes sagen: Sehr häufig sind die in Fig. 6 und Fig. 8 der Abb. 1 wiedergegebenen Deckungsweisen anzutreffen, die beide darin übereinstimmen, daß ihre Ästivationsebene mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt. Seltener finden sich die in Abb. 4, Fig. 1 und 2 dargestellten Deckungsweisen. In diesen Fällen fällt die Ästivationsebene der Blumenkrone nicht mit der Symmetrieebene der Blüte zusammen. Wir beobachten hier sozusagen ein „Pendeln“ der Ästivationsebene, welches daranf hinweisen dürfte, daß die Dorsiventralität der Blüte bei der Blumenkrone nicht so zum Ausdruck kommt wie etwa beim Gynoeceum.

Was die Entstehung der beiden zuletzt erwähnten Deckungsweisen anbelangt, so ist zu bemerkeu, daß die drei Kronzipfel, welche die Unterlippe bilden, ein ungefähr gleich starkes hyponastisches Wachstum und ebenso ein gleiches Flächenwachstum erkennen lassen. Bei Rehmannia zeigen diese drei Zipfel auch bei der voll entwickelten Blüte

1) Vgl. dazu Muth, Taf. 30, Fig. 19 (Melampyrum). Ich beobachtete bei Euphrasia, Tozzia, Lindenbergia usw. diese Förderungserscheinungen.

keine Größenunterschiede, bei Euphrasia treten solche später mehr oder weniger deutlich in Erscheinung. Die Blumenkronen von Rehmannia, Euphrasia und Digitalis haben jedoch wiederum das gemeinsam, daß kurz vor ihrer Entfaltung eine Bevorzugung der abaxialen Teile der Blüte eintritt. Nicht nur die Zipfel, sondern auch die abaxial gelegenen Teile der Kronröhre wachsen stärker als die adaxialen und dadurch tritt der dorsiventrale Bau bei der Blumenkrone noch deutlicher hervor.

Zur Veranschaulichung der bei den Rhinanthoideen besonders häufig auftretenden Deckungsweise möge außer dem schematischen Querschnitt (Abb. 1, Fig. 6) ein Längsschnitt durch eine Euphrasia-Blüte dienen. Vgl. Taf. IX, Fig. 29.

Bei einigen Solanaceen können wir ebenfalls mehrere Deckungsweisen beobachten, die teils häufig, teils gelegentlich auftreten. Als

Abb. 5

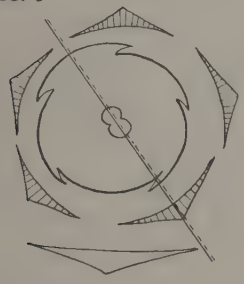


Fig. 1

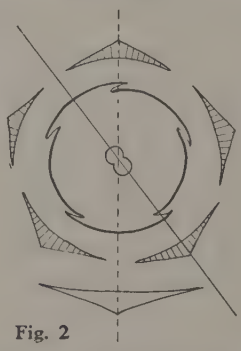


Fig. 2

Abb. 5. Zwei Deckungsweisen der Blumenkrone von Hyoscyamus niger. Erläuterungen im Text.

Beispiele seien angeführt: Hyoscyamus (niger), Atropa (belladonna) und Petunia (nyctaginiflora). Die Blumenkrone entsteht in allen Fällen simultan und alle ihre Glieder wachsen gleichmäßig heran. Erst später, wo es zur Bildung der apikalen Deckung kommt, tritt ein verschiedenes Verhalten der einzelnen Zipfel der Blumenkrone hinsichtlich ihres hyponastischen Wachstums ein, wodurch die bestimmten Deckungsweisen entstehen.

Bei Hyoscyamus tritt von mehreren Deckungsweisen eine sehr häufig auf. Diese ist dadurch charakterisiert, daß die Ästivationsebene der Blumenkrone mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt. (Bekanntlich geht hier die Symmetrieebene der Blüte durch die Mitte des dritten Kelchblattes.) Abb. 5, Fig. 1 zeigt diesen Fall. Die Krondeckung ist eine in der Symmetrieebene der Blüte absteigende, und

zwar liegt das nach beiden Seiten deckende Blatt dem dritten Kelchblatt gegenüber. Seltener ist der Fall, welcher in Abb. 5, Fig. 2 wiedergegeben ist. Hier geht die Ästivationsebene nicht durch die Mitte des dritten Kelchblattes, sondern durch die Medianebene der Blüte. Bei anderen Deckungsweisen, die auch seltener auftreten, liegen die Verhältnisse wieder anders. Dem Gesagten zufolge kann man also auch bei Hyoscyamus ein Pendeln der Ästivationsebene verfolgen. Schumann meint, daß das häufige Auftreten der in Abb. 5, Fig. 1 wiedergegebenen Deckungsweise eine Folge sei von Dehnungsvorgängen, die bei der jungen Blüte nach der Anlage von Kelch und Krone zu beobachten seien. Diese Dehnung des Blütenkörpers soll in der Boragoidachse erfolgen und dadurch soll das hinterste Blatt mit seinen Genossen etwas nach außen gedrückt werden. Dementsprechend müsse das Blatt später, wenn eine Ästivation eintritt, übergreifen. Wenn bei Hyoscyamus eine laterale Deckung zu beobachten wäre, so dürfte Schumanns Behauptung richtig sein, doch liegen hier die Verhältnisse ähnlich wie bei den Rhinanthoideen. Auch hier tritt nur die apikale Deckung ein und diese wird sicher nicht direkt durch jene Wachstumsvorgänge beeinflußt, obwohl sich ein Zusammenhang beider Erscheinungen nicht leugnen läßt. Ich bin der Ansicht, daß auch hier diese beiden Einzelerscheinungen der Förderung und der Deckung eine gemeinsame Ursache haben, sie sind beide Ausdrucksformen der Gesamtsymmetrie der Blüte. Bei der Blumenkrone tritt in der Regel eine Bevorzugung des nach beiden Seiten deckenden Kronblattes und seiner beiden Nachbarblätter ein. Auch wenn die Deckung eine andere ist, beobachtet man dieselben Förderungserscheinungen. Stets ist das zwischen k_2 und k_5 liegende Kronblatt das größte. Ganz abgesehen davon, daß die Bevorzugung einzelner Kronblätter erst kurz vor der Entfaltung eintritt, dürfte die Tatsache, daß stets gleich gelegene Kronzipfel die bevorzugten bzw. vernachlässigten sind, ein Beweis dafür sein, daß hier offenbar keine direkten Beziehungen zwischen Größenverhältnissen der Kronblätter und ihrer Deckungsweise bestehen.

Bei Atropa beobachtete ich drei verschiedene Deckungsweisen, die in Abb. 6 wiedergegeben sind. Während das Auftreten des dritten Falles darauf hinweist, daß man auch hier ein Pendeln der Ästivationsebene beobachten kann, dürfte in dem häufigen Vorkommen der beiden in Fig. 1 und 2 abgebildeten symmetrischen Deckungsweisen offenbar die Dorsiventralität der Atropa-Blüte bei der Blumenkrone ihren Ausdruck, und zwar ihren ersten Ausdruck finden, wenn wir bedenken, daß der Entstehungsfolge und den Förderungsverhältnissen nach die Blumen-

krone radiär zu sein scheint[1]). Übrigens dürfte die Tatsache, daß zwei symmetrische Deckungsweisen nebeneinander auftreten — bei manchen Scrophulariaceenblüten wie Diascia, Collinsia usw. liegen die gleichen Verhältnisse vor — darauf hinweisen, daß offenbar nicht in erster Linie die Häufigkeit einer symmetrischen Deckungsweise, sondern ganz allgemein das Auftreten symmetrischer Deckungsweisen einen dorsiventralen Bau der Blüte anzeigen.

Bei Petunia liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei Atropa. Zu bemerken ist noch, daß sowohl bei Atropa wie bei Petunia die Symmetrieebene der Blüte nicht wie bei Hyoscyamus nicht durch die Mitte des dritten, sondern durch die Mitte des ersten Kelchblattes geht. Während aber bei Atropa die fünf Zipfel der Blumenkrone gleich groß

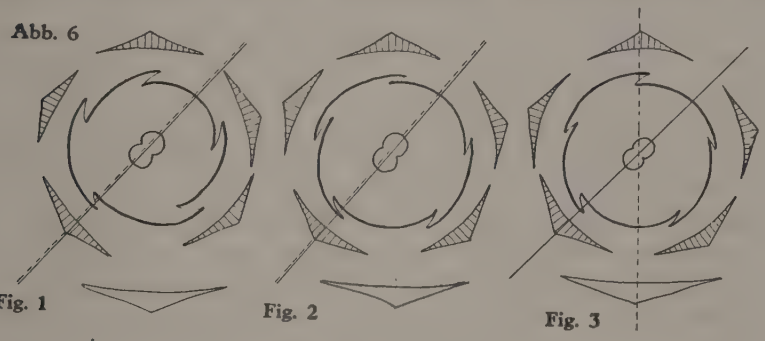


Abb. 6. Drei Deckungsweisen der Blumenkrone von Atropa belladonna. Erläuterungen im Text.

sind, lassen sich bei Petunia nach der Entfaltung oder schon kurz vorher in der Regel schwache Größenunterschiede der einzelnen Kronteile beobachten.

Das Auftreten zwei stabiler-apikaler Deckungsweisen beobachtete ich bei den Blumenkronen von Diascia (barbarae), Collinsia (bicolor), Melampyrum (arvense) und Pedicularis (palustris).

Alle vier Blumenkronen haben gemeinsam, daß sie simultan angelegt werden und daß ihre Glieder zunächst gleichmäßig weiter wachsen, bis es zur Bildung einer apikalen Deckung kommt. Verschieden starkes bzw. zu verschiedenen Zeiten einsetzendes hyponastisches Wachstum bildet auch hier bei den einzelnen Blättern die Ursache für die Entstehung der apikalen Deckung.

1) Infolge dieses Verhaltens dürfte die Blumenkrone als „kryptodorsiventral“ bezeichnet werden.

Bei Diascia treten die in Abb. 1, Fig. 6 und Fig. 8 abgebildeten Deckungsweisen auf. Im ersten Falle, der häufiger ist, deckt die Oberlippe, die hier aus vier Lappen besteht, mit ihren beiden Seitenlappen die Unterlippe; in dem andern Fall deckt die Oberlippe nach beiden Seiten. Die Bildung dieser oder jener Deckungsweise hängt von dem verschieden starken hyponastischen Wachstum der Unterlippe ab. Bald wächst dieser Kronteil stärker hyponastisch wie die Seitenlappen der Oberlippe, bald krümmt er sich weniger stark ein, und dementsprechend entsteht entweder die eine (quincunciale) oder andere (aufsteigende) Deckungsweise.

Für Collinsia wären ebenfalls die beiden bei Diascia genannten Deckungsweisen zu erwähnen; nur sind die Verhältnisse hier im Vergleich zu Diascia insofern etwas anders, als die Oberlippe bei Collinsia nur aus zwei Lappen, die Unterlippe dagegen aus drei Lappen besteht. In dem einen Fall (vgl. Abb. 1, Fig. 6) zeigt Collinsia die typische Rhinanthoideendeckung, obwohl diese Pflanze zu den Antirrhinoideen gehört[1]). Hinsichtlich des Vorkommens dieser Deckungsweise dürfte Collinsia also eine Ausnahme unter den Antirrhinoideen bilden. In diesem Falle wie in den folgenden ist die Entstehung der zwei auftretenden Deckungsweisen ebenfalls die Folge eines verschieden starken hyponastischen Wachstums des abaxial stehenden Kronteiles, der in diesem Fall der Mittellappen der Unterlippe ist.

Daß bei Pedicularis (pal.) und Melampyrum (arv.) zwei verschiedene Deckungsweisen bei der Blumenkrone vorkommen, hat schon Irmisch erwähnt[2]). Die beiden Deckungsweisen, die auftreten, sind wiederum aus Fig. 6 und Fig. 8 der Abb. 1 zu ersehen. Bei Melampyrum ist die typische Rhinanthoideendeckung (Fig. 6) häufiger als die aufsteigende, bei Pedicularis liegen die Verhältnisse umgekehrt. Auch bei Bartschia kommen die eben genannten Deckungsweisen vor.

Die Größenunterschiede, die die einzelnen Kronteile der in diesem Abschnitt erwähnten Blüten erkennen lassen, treten zwar schon längere Zeit vor der Entfaltung in Erscheinung, sind jedoch erst nach der Bildung der Deckung zu beobachten[3]).

1) Vgl. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV. Teil.

2) Vgl. Irmisch, Über die Knospenlage der Blumenkrone von Euphrasia lutea und von mehreren anderen verwandten Pflanzengattungen, Botan. Ztg. 1847, S. 81.

3) Blumenkronen, bei welchen, wie in diesen Fällen, eine Dorsiventralität nur in der Deckungsweise und in Förderungserscheinungen ihren Ausdruck findet, können meiner Auffassung nach als „normal-dorsiventral" bezeichnet werden, während solche, bei denen auch noch die Entstehungsfolge der Kronteile (absteigend oder aufsteigend) die Dorsiventralität erkennen läßt, als „extrem-dorsiventral" von ersteren unterschieden werden können.

Die beiden Deckungsweisen, die bei den Blumenkronen der erwähnten Pflanzen auftreten, zeichnen sich dadurch aus, daß sie symmetrisch sind. Infolgedessen läßt sich hier in allen Fällen ein Zusammenfallen der Ästivationsebene der Blumenkrone mit der Symmetrieebene der Blüte erkennen. Ein Pendeln der Ästivationsebene findet demnach nicht statt. Die Tatsache, daß zwei symmetrische Deckungsweisen nebeneinander vorkommen statt einer einzigen, dürfte ein weiterer Stützpunkt sein für die Annahme, daß sich die Dorsiventralität einer Blüte bei der Blumenkrone an der Deckung nicht in erster Linie durch die Häufigkeit einer bestimmten Deckungsweise, sondern durch die Häufigkeit symmetrischer Deckungsweisen schlechthin ausprägt.

Schließlich wären Blumenkronen anzuführen, bei denen nur ein einziger Fall in der Deckung stabil auftritt. Die Blumenkronen von Scrophularia (nodosa), Chaenostoma (polyanthum), Mimulus (luteus), Linaria (vulgaris), Antirrhinum (majus), Gratiola (officinalis), Bacopa (amplexicaulis), Hebenstreitia (dentalis) zeigen alle eine konstante apikale absteigende Deckung, während sich bei Nemesia (versicolor) und Calceolaria (chelidonioides) andere Deckungsweisen als stabil erweisen. In allen Fällen liegt eine simultane Entstehung der Blumenkrone vor. Gewöhnlich tritt, abgesehen von dem hyponastischen Wachstum, eine Bevorzugung der einzelnen Zipfel erst nach der Bildung der Deckung ein, nur in einzelnen Fällen z. B. bei Hebenstreitia lassen sich schon sehr bald Größenunterschiede zwischen den einzelnen Kronteilen feststellen. Die apikale absteigende Deckung entsteht in der Weise, daß der Mittellappen der Unterlippe stärker hyponastisch wächst als die beiden Seitenlappen derselben und diese wiederum krümmen sich stärker ein als die beiden Zipfel, die die Oberlippe bilden.

Taf. VIII zeigt die apikale Deckung an Hand von fünf Querschnitten durch eine Blüte von Scrophularia nodosa. Aus Fig. 24 ersehen wir, wie die beiden Lappen der Oberlippe von der Fläche getroffen sind, während von den drei Lappen der Unterlippe nichts zu sehen ist. Fig. 26 stellt die beiden verwachsenen Lappen der Oberlippe quer getroffen, die drei Lappen der Unterlippe im Flächenbild dar. Daß der Mittellappen der Unterlippe stärker eingekrümmt ist als die beiden Seitenlappen, geht aus Fig. 27 hervor. Ersterer wächst so stark hyponastisch, daß er im Querschnitt doppelt getroffen ist. In Fig. 28 ist die apikale absteigende Deckung unmittelbar über der Verwachsungsstelle der Zipfel zur Röhre wiedergegeben.

Zur weiteren Veranschaulichung der apikalen absteigenden Deckung seien noch zwei Längsschnitte und zwar durch Blüten von Linaria vul-

garis beigegeben. Fig. 30 der Taf. IX zeigt einen Transversal- und Fig. 31 einen Medianschnitt durch eine solche Blüte. Der Mittellappen der Unterlippe hat sich, wie aus Fig. 31 deutlich zu ersehen ist, am stärksten eingekrümmt. Aber auch aus Fig. 30 ist ersichtlich, daß dieser Zipfel von allen anderen gedeckt wird. Etwas weniger stark sind die beiden Seitenlappen gekrümmt, von denen im Medianschnitt nur einer getroffen ist; obenauf liegen die beiden Lappen, die die Oberlippe bilden.

Da bei allen anderen genannten Blumenkronen die eben für Scrophularia und Linaria beschriebenen Verhältnisse die gleichen sind, so erübrigt sich eine weitere Erörterung derselben.

Was die Symmetrieverhältnisse der Blumenkronen der anfangs genannten Blüten anbelangt, so sei angeführt, daß die durch die Deckung fixierte Ästivationsebene in allen Fällen mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt. Aus Abb. 1, Fig. 5 ist dies ersichtlich, ebenso aus Fig. 28 der Taf. VIII.

Die zu beiden Seiten dieser Ebene spiegel-symmetrisch liegenden Teile der Blumenkrone erfahren eine Förderung, die in ganz verschiedenem Grade ausgebildet sein kann. Bei Chaenostema behalten die fünf Zipfel auch nach der Entfaltung gleiche Größe; nur zuweilen ist der Mittellappen der Unterlippe ein wenig bevorzugt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Gratiola und Bacopa. Bei Mimulus wird eine Dorsiventralität weniger durch Ungleichheit der Zipfel als durch verschieden starke Förderung der Kronröhre hervorgerufen, bei Scrophularia tritt dagegen im erwachsenen Zustande eine Bevorzugung der beiden Lappen der Oberlippe ein. Auch die Blumenkronen von Linaria und Antirrhinum lassen im erwachsenen Zustande Größenverschiedenheiten ihrer einzelnen Lippenteile erkennen. Hebenstreitia dürfte von allen genannten Pflanzen diejenige sein, deren Blumenkrone am ausgeprägtesten die Dorsiventralität der Scrophulariaceen-Blüte zeigt. Schon sehr bald nach der Entstehung bleiben die Anlagen, die die Unterlippe bilden, in der Entwicklung zurück. Der Mittellappen der Unterlippe ist sogar gänzlich rückgebildet, so daß die Blumenkrone nur vierlappig ist. An der Stelle, wo der Mittellappen der Unterlippe zu stehen käme, ist die Krone tief aufgeschlitzt. Im erwachsenen Zustand stehen die beiden Zipfel der Unterlippen den beiden Lappen, welche die Oberlippe bilden, nur wenig zurück.

Besondere Betrachtung verdienen die Blumenkronen von Nemesia und Calceolaria.

Bei Nemesia tritt eine Deckungsweise konstant auf, die an die Rhinanthoideen-Deckung erinnert. Doch unterscheidet sich diese inso-

fern von ihr, als die beiden seitlich stehenden Lappen, welche nach beiden Seiten decken, nicht der Unterlippe, sondern der Oberlippe angehören. Die Oberlippe besteht hier also aus vier Lappen, die Unterlippe nur aus einem. In diesem Fall wächst die Unterlippe am stärksten hyponastisch, die Mittellappen der Oberlippe krümmen sich weniger stark ein; ganz außen liegen die beiden Seitenlappen der Oberlippe, da sie das geringste hyponastische Wachstum zeigen.

Bei Calceolaria bilden höchst eigentümliche Wachstumsvorgänge die Ursache für die Entstehung einer apikalen aufsteigenden Krondeckung. Die Unterlippe, die den Calceolus bildet, läßt bis zu einem gewissen Altersstadium keine Förderung gegenüber der Oberlippe erkennen. Sie wächst nur etwas stärker hyponastisch und dies ermöglicht der Oberlippe, sich in „eine kleine Bucht der Unterlippe einzusenken", wie Schumann sagt[1]). (Vgl. Taf. IX, Fig. 32.) Nun tritt aber bei der Unterlippe eine weitere außergewöhnlich starke Förderung ihrer Außenseite auf. Dabei setzt das stärkste hyponastische Wachstum nicht an der Spitze ein — diese wächst nur wenig — sondern es bildet sich an der Stelle, wo die Lippe die Wachstumsrichtung parallel zu dem davorstehenden Kelchblatt verläßt und im scharfen Knick dem Zentrum der Blüte zustrebt, eine neue Spitze aus (vgl. Taf. IX, Fig. 32 u. 33). Aber auch diese wird durch weiter anhaltendes hyponastisches Wachstum verdrängt und so schiebt sich allmählich die Unterlippe über die Oberlippe hinweg. Auf einem in Fig. 33 abgebildeten Altersstadium ist die Bildung der Ästivation abgeschlossen. Da, wie bereits erwähnt wurde, der Calceolus die Unterlippe darstellt, die auf der Oberlippe daraufliegt, so ist die Deckung als aufsteigend zu bezeichnen. Da Calceolaria zu den Antirrhinoideen gehört, für die charakteristisch ist, daß die Oberlippe die Unterlippe deckt, hier aber gerade das Gegenteil der Fall ist, so dürfte Calceolaria ebenso wie die schon früher erwähnte Collinsia hinsichtlich dieses Verhaltens eine Ausnahme unter den Antirrhinoideen sein.

Bei Browallia grandiflora findet sich eine apikale induplikativ-imbrikate Deckung, die konstant ist, und zwar ist es eine in der Symmetrieebene der Blüte absteigende Deckung. Ihre Entstehung soll in dem Abschnitt über die induplikativ-klappige Ästivation besprochen werden.

1) Vgl. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß.

Die labile-laterale und apikale Deckung.

Kelche.

Beim Kelch steht das Zustandekommen derartiger Deckungsweisen im Zusammenhang mit einer variablen Entstehungsfolge der Kelchblätter und einer dieser entsprechenden Förderung der einzelnen Glieder. Da erstere jedoch sehr selten auftritt, so findet sich diese Deckung ebenfalls selten.

Als Beispiele für das Vorkommen einer derartigen Deckung möchte ich die Kelche von Pentstemon (barbatus) und Scrophularia (nodosa) erwähnen. Da die beiden Kelche ein ganz ähnliches Verhalten zeigen, will ich hier nur den von Pentstemon besprechen.

Der Kelch entsteht quincuncial, und zwar liegt das erste Kelchblatt entweder links vom Deckblatt oder es liegt adaxial[1]). In den Fällen, wo das erste Blatt adaxial gelegen ist, wird das zweite Blatt entweder auf der linken oder auf der rechten Seite des Deckblattes angelegt. Da nun die Förderung der hier auf drei verschiedene Weisen entstandenen Glieder eine ihrer Entstehungsfolge entsprechende ist, so kommt es hier zur Bildung dreier verschiedener quincuncialer Deckungsweisen, die alle eutopisch sind[2]). (Vgl. Abb. 7, Fig, 1, 3 und 4.) Doch sind damit noch nicht alle Fälle der Deckung erschöpft. Es kommt zuweilen vor, daß die beiden abaxialen Kelchblätter im Wachstum zurückbleiben. Die drei anderen Blätter sind dann jenen in der Weise voraus, daß das adaxiale Blatt das größte ist, die beiden seitlich stehenden dagegen weniger groß sind. Da wie in den früher angeführten Fällen auch hier die geförderten Blätter zu lateral deckenden werden, so entsteht eine metatopisch-absteigende Ästivation (vgl. Abb. 7, Fig. 2). Betrachtet man in den einzelnen Fällen die apikale Deckung, so zeigt sich, daß diese mit der lateralen Deckung übereinstimmt. In den Fällen, wo die laterale Deckung absteigend ist, ist auch die apikale Deckung eine solche usw. Daraus können wir schließen, daß das hyponastische Wachstum der einzelnen Glieder, welches zur Bildung der apikalen Deckung Veranlassung gibt, in direkter Beziehung steht zu den Größenverhältnissen der betreffenden Blätter. Eine solche Beziehung ist tat-

1) Nach Muths Angaben liegt bei der Hauptblüte das erste Kelchblatt adaxial, bei den Beiblüten links vorn.

2) Daß diese Deckungsweisen eutopisch sind, läßt sich direkt nicht beweisen. Die Tatsache aber, daß bei Kelchen, die absteigend, aufsteigend oder paarig angelegt werden, niemals nachträglich Förderungserscheinungen auftreten, die die Bildung einer quincuncialen Ästivation hervorrufen können, dürfte als Beweis für die Richtigkeit der Annahme geltend gemacht werden.

sächlich vorhanden; sie besteht darin, daß mit zunehmendem Flächenwachstum der einzelnen Kelchblätter das hyponastische Wachstum abnimmt. Die Folge von dieser Erscheinung ist eben die, daß Blätter, die lateral decken, auch apikal decken müssen, denn von den Gliedern eines Wirtels decken ja immer diejenigen apikal, welche das geringste hyponastische Wachstum besitzen. Bei dem Kelch von Pentstemon ist die apikale Deckung mehr oder weniger unvollständig und wird auch schon frühzeitig aufgehoben. Dagegen läßt sich die laterale Deckung auch noch bei dem entfalteten Kelch beobachten[1]).

Interessant sind die Symmetrieverhältnisse des Kelches. Wir hatten früher Blumenkronen kennen gelernt, deren Ästivationsebene teils mit der Symmetrieebene der Blüte, teils nicht mit dieser zusammenfiel. Hier beobachten wir dieselben Verhältnisse beim Kelch. So fallen bei den in Fig. 3 und Fig. 4 der Abb. 7 wiedergegebenen Deckungsweisen

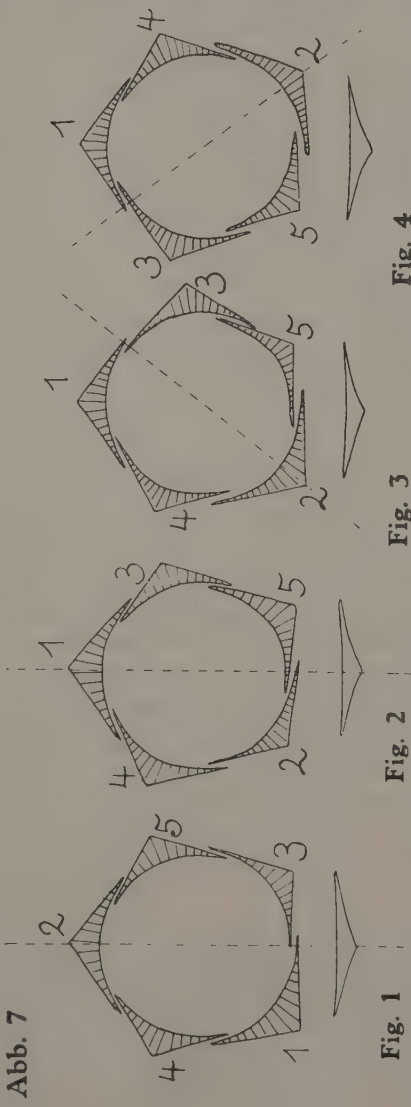


Abb. 7. Vier Deckungsweisen des Kelches von Pentstemon barbatus. Die Ziffern bezeichnen die Entstehungsfolge der Blätter.

1) Bei Scrophulariakelchen ist vielfach später infolge eines geringen Breitenwachstums der Kelchblätter auch die laterale Deckung nicht mehr zu erkennen, jedoch läßt sich das hyponastische Wachstum der Kelchblätter und damit auch die apikale Deckung länger verfolgen als bei Pentstemon.

die Ästivationsebene des Kelches und die Symmetrieebene der Blüte nicht zusammen, sondern die durch die Mitte des genetisch zweiten Kelchblattes gehende Ästivationsebene ist hier entweder nach links oder nach rechts verschoben. Da sich die beiden erwähnten eutopisch-quincuncialen Deckungsweisen von der Abb. 7, Fig. 1 dargestellten nur dadurch unterscheiden, daß hier das erste Kelchblatt adaxial liegt, während es in dem zuletzt erwähnten Fall links vom Deckblatt gelegen ist, so ist das Pendeln der Ästivationsebene des Kelches hier nur die Folge der in den einzelnen Fällen verschiedenen Stellung des genetisch ersten Kelchblattes. Sehr interessant ist das Auftreten der in Abb. 7, Fig. 2 abgebildeten metatopisch-absteigenden Deckung. Kelche, die diese Deckung zeigen, entstehen ebenfalls quincuncial und zwar liegt auch in diesen Fällen das erste Blatt adaxial. Während ihrer Entwicklung erfahren die Glieder nicht eine ihrer Entstehungsfolge entsprechende Förderung, sondern es bleiben die beiden abaxialen Blätter den anderen im Wachstum zurück und infolgedessen werden diese später gedeckt. Bei dieser absteigenden Kelchdeckung fällt, wie wir sehen, die Ästivationsebene des Kelches mit der Symmetrieebene der Blüte zusammen. Es will mir scheinen, als ob die hier zu beobachtende Metatopie in der Kelchbedeckung durch deren Auftreten bewirkt wird, daß die Ästivationsebene des Kelches mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt, aus gleichen Ursachen heraus entsteht, wie die Metatopie des Kelches von Petunia. Bei Petunia beobachten wir, wie die Ästivationsebene des Kelches, die im Normalfall durch die Achse und durch die Mitte des Deckblattes geht, sich in der Weise verändert, daß sie mit der schräg verlaufenden Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt. Bei den median-dorsiventralen Scrophulariaceenblüten dagegen geht die Symmetrieebene der Blüte durch die Achse und durch die Deckblattmitte und wir sehen, wie hier die im Normalfall (Fig. 3 und 4) nach rechts bzw. nach links abweichende Ästivationsebene sich durch die auftretende metatopische Deckungsweise ebenfalls so einstellt, daß sie mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt.

Blumenkrone.

Als Beispiel für das Auftreten einer labilen apikalen und lateralen Deckung bei der Blumenkrone[1]) sei Verbascum thapsiforme angeführt. Bei dieser Blumenkrone werden die Glieder simultan angelegt und werden zunächst gleichmäßig gefördert. Alsdann setzt ein verschiedenes hyponasti-

1) Die labile apikale und laterale Deckung findet sich häufig bei Choripetalen (Rosaceen usw.). Hier ist diese jedoch nicht näher untersucht worden.

sches Wachstum bei den einzelnen Zipfeln ein, wodurch eine apikale Deckung entsteht. Die Ursachen für die Bildung der variablen apikalen Deckung sind hier die gleichen wie in den Fällen, wo ausschließlich eine labile apikale Krondeckung eintritt und so ist es nicht nötig nochmals darauf einzugehen. Viel später als die apikale Deckung entsteht die laterale. Sie kommt dadurch zustande, daß die einzelnen Kronteile kurz vor der Entfaltung der Blumenkrone ein genügend starkes Breitenwachstum erkennen lassen, wodurch auch noch nach der Entfaltung eine Deckung benachbarter Kronteile ermöglicht wird. In allen Fällen beobachten wir, daß die laterale Deckungsweise die gleiche ist wie die apikale. Ist z. B. die apikale Deckung absteigend, so ist auch die laterale Deckung eine absteigende usw. Der Grund für die Bildung ein und derselben lateralen und apikalen Deckung ist hier der, daß die apikale und laterale Deckung zu verschiedenen Zeiten entstehen. Da die Bildung der apikalen Deckung bereits lange Zeit, bevor die laterale Deckung entsteht, abgeschlossen ist, so muß letztere insofern eine der apikalen entsprechende werden, als es nicht möglich ist, daß apikal gedeckte Blätter zu lateral deckenden werden. In diesem Fall wirkt also die apikale Deckung bestimmend auf die laterale.

Was die Dorsiventralität der Blüte anbelangt, so prägt sich diese bei der Blumenkrone an der Deckung und meist auch an Förderungserscheinungen aus. Eine ganze Anzahl von Deckungsweisen lassen uns das Pendeln der Ästivationsebene erkennen, doch ist die absteigende Deckung, bei der die Astivationsebene mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt, die am häufigsten vertretene Deckungsweise. Die Tatsache, daß in vielen Fällen die Ästivationsebene der Blumenkrone nicht mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt, dürfte dafür sprechen, daß der dorsiventrale Bau der Blüte bei der Blumenkrone erst in geringem Maße seinen Ausdruck findet. Auch an den Förderungserscheinungen der Blumenkrone, die in der Weise erfolgen, daß die Unterlippe, insbesondere der Mittellappen derselben, gegenüber den anderen Kronteilen in der Regel etwas bevorzugt ist, prägt sich nur eine schwache Dorsiventralität aus [1]).

Die stabile-laterale und apikale Deckung.

Kelche.

Eine eutopisch-quincunciale Kelchdeckung, die stabil ist, findet sich bei den Kelchen von Diascia (barbarae), Collinsia (bicolor), Veronica (teucrium), Vinca (rosea), Viola (odorata), Exacum (affine) usw.

1) Diese Bevorzugung tritt erst kurz vor der Entfaltung ein.

Die Kelche der eben erwähnten Pflanzen entstehen in der Weise, daß das erste Kelchblatt links vom Deckblatt, das zweite adaxial usw. angelegt wird. In allen Fällen tritt eine der Entstehungsfolge entsprechende Förderung ein und da ein genügendes Breitenwachstum vorhanden ist, so kommt es zur Bildung einer lateralen quincuncialen Deckung. Die apikale Deckung, die sich hier beobachten läßt, ist aber auch quincuncial. Sie wird deshalb eine solche, weil mit der in quincuncialer Reihenfolge erfolgenden Zunahme des Flächenwachstums der einzelnen Blätter deren hyponastisches Wachstum in entsprechender Weise abnimmt. In vielen Fällen bleiben die Förderungsverhältnisse auch noch nach der Bildung der Deckung die gleichen. Wenn aber ein Förderungsumschlag eintritt, so wird die einmal gebildete Deckung in der Regel nicht verändert. Dies möge durch einige Beispiele bestätigt werden. Bei Diascia tritt z. B. nach der Bildung der quincuncialen Ästivation Endotrophie ein. Die abaxialen Blätter werden stark im Wachstum gehemmt, bleiben aber trotzdem die deckenden. Bei Veronica teucrium und Digitalis purpurea setzt nach der Entstehung der quincuncialen Ästivation eine Bevorzugung der abaxialen Seite ein. Das genetisch zweite Blatt, das adaxiale Blatt, bleibt gegenüber allen anderen Blättern außerordentlich im Wachstum zurück, trotzdem deckt es stets nach beiden Seiten in der gleichen Weise wie das vor dem Eintritt des Förderungsumschlags zu beobachten war. Die apikale Deckung wird in allen Fällen mehr oder weniger bald durch die Entfaltung des Kelches aufgehoben, die laterale Deckung kann erhalten bleiben oder verloren gehen. Letzteres geschieht in den Fällen, wo der Kelch dem Wachstum der inneren Blattkreise nicht Schritt hält.

Die eben beschriebene quincunciale Deckungsweise, die sich eben dadurch auszeichnet, daß das erste Kelchblatt links bzw. rechts vom Deckblatt liegt, ist bei allen median-dorsiventralen Blüten eine symmetrische, denn es fällt hier stets die Ästivationsebene, die durch die Mitte des zweiten Kelchblattes geht, mit der Medianebene der Blüte zusammen. (Vgl. Abb. 1, Fig. 1.)

Andere stabile laterale und apikale Deckungsweisen des Kelches.

Bei Nemesia entsteht der Kelch absteigend. Alle Glieder erfahren eine ihrer Entstehungsfolge entsprechende Förderung. Da genügendes Breitenwachstum vorhanden ist, entsteht eine eutopisch-laterale absteigende Deckung. Aber auch die apikale Deckung wird eine absteigende, und zwar deshalb, weil das hyponastische Wachstum der

einzelnen Kelchblätter auch hier wieder im direkten Zusammenhang steht mit den Förderungsverhältnissen des Kelches. Später wird sowohl die apikale wie die laterale Kelchdeckung aufgehoben; letztere deshalb, weil der Kelch nicht so stark wächst wie die anderen Blattkreise und infolgedessen ein Übergreifen der Ränder benachbarter Blätter nicht mehr möglich ist. Daß bei der absteigenden Kelchdeckung die Ästivationsebene des Kelches mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt, bedarf kaum einer Erwähnung.

Eine eigentümliche Kelchdeckung findet sich bei Linaria vulgaris. Auch hier entsteht der Kelch absteigend[1]), doch wird nur anfangs eine der Entstehungsfolge entsprechende Förderung beibehalten. Sehr bald bleibt das adaxiale Blatt im Wachstum zurück, hingegen wachsen die beiden seitlich stehenden Blätter stärker als alle andern. Es zeigt sich nun, daß sowohl die laterale wie die apikale Deckung eine diesen neuen Förderungsverhältnissen entsprechende wird. Was die laterale Deckung anbelangt, so sehen wir, daß die beiden seitlich stehenden Blätter die anderen decken. Daß die apikale Deckung der lateralen entspricht, findet auch hier nur dadurch seine Erklärung, daß mit zunehmendem Flächenwachstum der einzelnen Glieder das hyponastische Wachstum abnimmt.

Sehr interessant ist die Tatsache, daß auch diese Deckungsweise eine solche ist, deren Ästivationsebene mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt (vgl. Abb. 1, Fig. 4).

Bei Antirrhinum majus tritt eine stabile aufsteigende Deckung auf, die metatopisch ist (vgl. Taf. V, Abb. 6). Der Kelch entsteht absteigend. Sehr bald setzt ein Förderungsumschlag ein, infolgedessen die beiden zuletzt angelegten Blätter später alle anderen an Größe und Breite übertreffen und das genetisch erste Blatt am meisten im Wachstum zurückbleibt. Da diese neuen Förderungserscheinungen schon vor der Bildung der Deckung auftreten und nunmehr auch beibehalten werden, beeinflussen sie direkt die Bildung einer aufsteigenden lateralen Deckung. Die apikale Deckung wird aus schon oft angeführten Gründen ebenfalls eine aufsteigende.

Auch die aufsteigende Deckung ist eine solche, bei der wir ein Zusammenfallen der Ästivationsebene mit der Symmetrieebene der Blüte beobachten können, wenn, wie in diesem Falle die Symmetrieebene durch die Achse und die Mitte des Deckblattes geht.

---

1) Vgl. Vöchting, Über Blütenanomalien, Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI, Heft 3, Berlin 1898.

Eine eutopisch-aufsteigende Kelchdeckung findet sich bei den Papilionaceen. Die Bildung dieser lateralen und apikalen Deckung geht in gleicher Weise vor sich wie in den eben beschriebenen Fällen. Da die geförderten Blätter auf der abaxialen Seite liegen, so entsteht hier eine laterale und apikale aufsteigende Deckung, die ebenfalls symmetrisch ist.

Zur Veranschaulichung der stabilen apikalen und lateralen Kelchdeckung mögen die Fig. 5—7 der Taf. VII dienen. Diese stellen Querschnitte durch den oberen Teil einer Blütenknospe von Antirrhinum majus dar. Was die apikale Deckung betrifft, so ist aus Fig. 6 ersichtlich, daß das adaxiale Blatt stärker hyponastisch wächst als die beiden seitlichen und Fig. 5 zeigt, daß die seitlich stehenden Blätter sich ihrerseits stärker einkrümmen als die beiden abaxialen. Fig. 7 stellt die laterale und apikale Deckung dar. Ein Vergleich der drei Abbildungen bestätigt die in dem Abschnitt oft erwähnte Tatsache, daß die geförderten Blätter infolge ihres abgeschwächten hyponastischen Wachstums nicht nur zu lateral sondern auch zu apikal deckenden werden.

Blumenkrone.

Wenn bei der Blumenkrone eine apikale und eine laterale Deckung vorhanden ist, so kann entweder die eine oder die andere Deckung zuerst in Erscheinung treten und diese dann die andere bestimmen. Daß beide Deckungen zu gleicher Zeit auftreten, habe ich nicht beobachten können. Wir haben schon an anderer Stelle (Verbascum) einen Fall kennengelernt, wo die apikale Deckung zuerst gebildet wird und erst viel später die laterale Deckung auftritt. Bei Alonsoa Warscewiczii liegen die gleichen Verhältnisse wie bei Verbascum vor. Auch hier wird zuerst die apikale Deckung gebildet, dagegen entsteht bei Viola und bei vielen Papilionaceen zuerst die laterale Deckung.

Bei Alonsoa entsteht die Blumenkrone simultan. Bis zu dem Zeitpunkt, wo sich Verschiedenheiten infolge ungleichen hyponastischen Wachstums ausprägen, zeigen alle Glieder eine gleiche Größenzunahme. Da die Zipfel ein um so stärkeres hyponastisches Wachstum besitzen, je näher sie dem Deckblatt liegen, entsteht eine apikale absteigende Deckung, derzufolge die Ästivationsebene der Blumenkrone stets mit der Symmetrieebene zusammenfällt. Die laterale Deckung tritt erst mehr oder weniger kurze Zeit vor der Entfaltung ein. Sie ist die Folge eines entsprechenden Breitenwachstums bestimmter Partien der einzelnen Kronzipfel.

Infolge der Bevorzugung der dreilappigen Unterlippe gegenüber der Oberlippe ist die Blumenkrone deutlich dorsiventral. Auch an dem konstanten Auftreten der absteigenden Deckung prägt sich die Dorsiventralität der Blüte bei der Blumenkrone deutlich aus.

Bei Viola und den Blumenkronen vieler Papilionaceen beobachten wir, wie schon erwähnt, daß hier zuerst die laterale Deckung gebildet wird[1]). Bei diesen Blumenkronen steht die Bildung der lateralen Deckung im direkten Zusammenhang mit den Förderungsverhältnissen der einzelnen Kronblätter. In allen Fällen entstehen die Kronblätter succedan und zwar aufsteigend. Sehr bald nach der Entstehung der Blumenkrone tritt aber ein Förderungsumschlag ein und zwar geht die Exotrophie der Blumenkrone allmählich in eine Endotrophie über. Eine direkte Folge dieser endotrophen Förderung ist die Bildung der absteigenden lateralen Deckung. Wie ihre Entstehung vor sich geht, soll am besten an Hand von drei Figuren der Tafel VII klargemacht werden. Fig. 13 zeigt eine junge Blüte von Cytisus racemosus im Querschnitt. Hier ist die Deckung noch nicht eingetreten und es ist auch noch zu sehen, daß die abaxiale Seite ursprünglich die geförderte ist, während Fig. 14, welche eine ältere Knospe im Querschnitt darstellt, zeigt, daß der Förderungsumschlag bereits eingesetzt hat. Die drei adaxialen Blätter sind den beiden abaxialen im Wachstum vorausgeeilt; die beiden seitlich stehenden Blätter decken bereits die beiden abaxialen, während das adaxiale Blatt erst später mit seinen Rändern die beiden seitlichen Blätter erreicht und schließlich deckt[2]) (vgl. Fig. 15). Später kommt in der Regel auch eine apikale Deckung zustande. Da lateral gedeckte Blätter niemals zu apikal deckenden werden können, ist die apikale Deckung durch die früher in Erscheinung tretende laterale Deckung bereits festgelegt; sie kann nur eine absteigende werden.

Sowohl bei Viola als auch bei den Papilionaceen prägt sich die starke Dorsiventralität der Blüte bei der Blumenkrone nicht nur an der Entstehungsfolge der Glieder und an der Förderung derselben, sondern auch an der Deckung aus und zwar dadurch, daß die Ästivationsebene der Blumenkrone in allen Fällen mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt.

1) Bei den Papilionaceen tritt die laterale Deckung nur zwischen den Platten der einzelnen Kronblätter ein, während die Nägel keine Deckung erkennen lassen.

2) Zu erwähnen wäre noch, daß bei den einzelnen Kronteilen das Wachstum der einzelnen Blatthälften ein verschiedenes ist. Die beiden Alae wachsen in der Weise, daß ihre der Carina zugekehrten Blatthälften stärker wachsen als die dem Vexellum zugewandten, während bei der Carina die dem Deckblatt abgewandten Hälften ein stärkeres Wachstum erkennen lassen.

2. Die contorte Ästivation.

Verfolgen wir die Entstehung dieser Ästivation etwa bei den Blumenkronen von Vinca (rosea), Monochaetum (ensiferum), Exacum (affine), so sehen wir, daß die simultan entstandenen Glieder alle eine gleiche Größenzunahme erfahren. Infolge dieses Verhaltens unterscheiden sie sich zunächst in keiner Weise von den Gliedern eines Wirtels, die später zur Bildung etwa einer variablen imbrikaten Ästivation übergehen. Erst nach einiger Zeit lassen sich Unterschiede im Wachstum der einzelnen Glieder der erwähnten Blattkreise feststellen, insofern als in allen Fällen, wo eine contorte Deckung entsteht, die stets unter sich gleichgroß bleibenden Blätter oder Zipfel auf verschiedenen Blatthälften verschieden starkes Wachstum zeigen. Bei Exacum tritt z. B. auf allen rechten Blatthälften ein stärkeres Wachstum der peripherischen Zellschichten gegenüber den zentral gelegenen ein, wodurch eine Einkrümmung dieser Blatthälften bedingt ist und diese deshalb unter die anderen der jeweils benachbarten Blätter zu liegen kommen. Die Frage ist nun, ob dieses Krümmungswachstum bestimmend wirkt auf die Bildung der gedrehten Deckung oder ob dabei nicht ein ungleich starkes Flächenwachstum der beiden Blatthälften die wichtigste Rolle spielt. Die Tatsache, daß in sehr vielen Fällen, wo eine gedrehte Ästivation auftritt, eine Blattasymmetrie zu beobachten ist (z. B. bei Malvaceen, Apocynaceen usw.) dürfte dafür sprechen, daß derartige Wachstumserscheinungen wohl mit in Frage kommen bei der Bildung der contorten Ästivation. Da es aber Fälle gibt, wo diese Blattasymmetrie fehlt, trotzdem aber stets die contorte Deckung auftritt, wie dies z. B. bei der Blütenkrone von Exacum, außerdem bei den noch zu erwähnenden Blumenkronen von Datura und Nicotiana der Fall ist, so ist dadurch bewiesen, daß ein ungleiches Flächenwachstum der einzelnen Blatthälften nicht in dem Maße wie ein verschieden starkes Wachstum der Außen- und Innenseite der Blätter für die Bildung der contorten Deckung von Bedeutung ist.

Bei Exacum, Vinca und Monochaetum, desgleichen auch bei verschiedenen Malvaceen[1]) (Malva, Hibiscus, Abutilon) läßt sich die gedrehte Deckung schon bei sehr jungen Blütenknospen beobachten. Sie entsteht also hier sehr bald, außerdem geht hier die anfangs vorhandene aperte Ästivation unmittelbar in die gedrehte über. Es gibt nun aber auch Blumenkronen, bei welchen eine besondere Art der contorten Ästivation, eine induplikative-contorte auftritt. So bildet sich z. B. bei Datura (sanguinea) und Nicotiana (rustica) aus der aperten bzw. klappigen

1) Nach Schumann, Die Ästivation der Blüten usw. a. a O.

Ästivation, die die Zipfel anfangs erkennen lassen (vgl. Abb. 8, Fig. 1), zunächst eine induplikativ klappige (vgl. ds.), und zwar dadurch, daß die gleichmäßig an Größe zunehmenden Blätter alle auf der Innenseite

Abb. 8

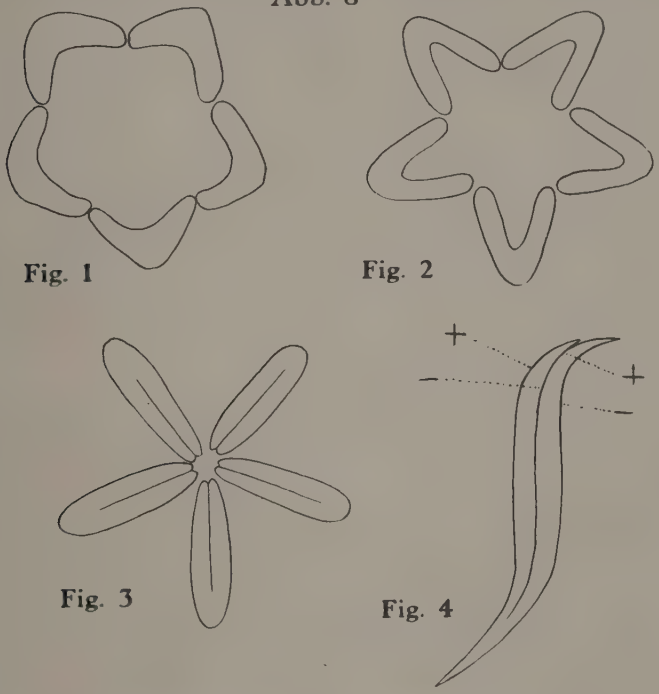


Abb. 8. Entstehung der induplikativ-contorten Deckung bei Datura sanguinea. Erl. im Text.

stärker wachsen als auf ihrer Außenseite. Mit zunehmendem Alter der Blütenknospe nehmen die Zipfel eine im Querschnitt V-förmige (vgl. Abb. 8, Fig. 2) Gestalt an. Schließlich liegen an den freien Enden der Zipfel die beiden Blatthälften aneinander wie zwei Seiten eines Buches (vgl. Abb. 8, Fig. 3). War bis zu diesem Altersstadium bei allen Blattteilen eine Bevorzugung der Innenseite gegenüber der Außenseite zu beobachten, so verhalten sich nunmehr die beiden Blatthälften eines Blattes hinsichtlich ihres Wachstums verschieden. Bei Datura wachsen alle linken Blatthälften auf ihrer Außenseite, alle rechten Blatthälften dagegen auf ihrer Innenseite stärker. Abb. 8, Fig. 4 zeigt ein Anfangsstadium der bei einem Daturakronzipfel einsetzenden Wachstumsvorgänge. Mit zunehmendem Alter der Blütenknospe werden die Wachstumsunterschiede auf den verschiedenen Seiten der Blatthälften noch größer und dementsprechend wird auch die Krümmung eine noch intensivere. Abb. 8, Fig. 5 stellt eine Blütenknospe dar, bei der die Bildung der gedrehten Deckung abgeschlossen ist.

Die eben erwähnten Tatsachen dürften wohl ein deutlicher Beweis dafür sein, daß diese Ästivation nicht mechanischen Ursachen ihre Entstehung verdankt. Auf letzteres versucht Schumann die Bildung dieser Ästivation zurückzuführen. Schumann ist der Ansicht, daß das Zustandekommen der contorten Ästivation im Zusammenhang mit dem wachsenden Androeceum steht. Er geht dabei von Verhältnissen aus, die sich bei den Blüten einiger Malvaceen finden. Schröder, der sich mit der Entwicklungsgeschichte des Malvaceen-Androeceums eingehend befaßt hat, gibt an, daß „die tangentiale Zunahme der wachsenden Staminalhöcker sich nicht gleichmäßig auf den Umfang verteilt, sondern in den zehn zwischen den Kelch- und Staminalhöckerinstititien liegenden Sektoren abwechselnd größer und kleiner ist". Schumann meint nun, daß „durch dieses geförderte Wachstum (des Androeceums d. V.) im Sinne der Drehung auch die Petala eine schiefe Stellung erhalten, derzufolge die äußere Hälfte eines jeden Kronblattes über die innere des nächstfolgenden hinweggeschoben wird".

Hierzu ist zu bemerken, daß selbst für den Fall, daß bei den von Schumann untersuchten Malvaceen, Hibiscus, Malva und Abutilon die Bildung der contorten Ästivation in direktem Zusammenhang mit den Wachstumsverhältnissen im Androeceum steht, damit noch keine allgemein gültige Erklärung für die mechanische Entstehung der contorten Deckung gegeben ist. Schon innerhalb der Familie der Malvaceen gibt es Gattungen, z. B. Althaea, bei denen die Blumenkrone allen anderen Blattkreisen lange Zeit im Wachstum zurückbleibt und sich erst weiter

entwickelt, wenn das Androeceum schon bis in alle Einzelheiten entwickelt ist. Was können wir in diesem Fall, wo die gedrehte Krondeckung erst lange nach der Entwicklung des Androeceums zustande kommt, mit der von Schumann gegebenen mechanischen „Erklärung" anfangen?

Auch bei den von mir untersuchten Pflanzen konnte ich keinen direkten Zusammenhang zwischen den Wachstumsverhältnissen des Androeceums einerseits und der Bildung der Krondeckung andererseits beobachten.

Aber auch bei den von Schumann untersuchten Pflanzen dürften die Förderungsverhältnisse des wachsenden Androeceums und die Bildung der gedrehten Deckung nicht im direktem Zusammenhang stehen. Beide Erscheinungen aber, sowohl die Wachstumsverhältnisse des Androeceums als auch die Bildung der contorten Ästivation dürften eine gemeinsame Ursache haben; sie sind die Folge der in der Blüte herrschenden Gesamtsymmetrie.

Es wäre nun noch einiges über die Symmetrieverhältnisse der einzelnen Glieder des Wirtels und des ganzen Blattkreises zu sagen. Hinsichtlich der Symmetrieverhältnisse der einzelnen Blätter oder Zipfel war bereits erwähnt worden, daß nicht in allen Fällen die Blätter asymmetrisch sind. — Bei Malva, Hibiscus und Abutilon beobachtete Schumann, daß hier die Asymmetrie der Blätter schon von vornherein in Erscheinung tritt; bei Vinca (rosea) fand ich anfangs bilateral symmetrische Kronblätter, die erst mit der Zeit asymmetrisch werden; bei Exacum (affine) und Datura (sang.) sind die Blätter bzw. Zipfel stets bilateral symmetrisch. Wir sehen daraus, daß die Asymmetrie in ganz verschiedenem Grade ausgebildet sein kann oder sogar ganz fehlen kann. In allen Fällen, wo die contorte Deckung auftritt, ist die Symmetrie des betreffenden Wirtels eine Drehsymmetrie oder eine Radialsymmetrie, je nachdem ob die Blätter asymmetrisch oder bilateral symmetrisch sind. Niemals findet sich eine derartige Ästivation bei dorsiventralen Blumenkronen. Fernerhin ist offenbar charakteristisch, daß diese Ästivation bei Blumenkronen und Kelchen nur auftritt, wenn die Glieder des Wirtels simultan bzw. paarig entstanden sind. Da Entstehungsfolge und Förderung bei allen Gliedern in gleicher Weise erfolgt und dementsprechend auch die Ästivation bei allen Gliedern gleichzeitig auftritt, so können wir die contorte Ästivation als eutopisch bezeichnen.

Die contorte Ästivation findet sich in der Regel bei Blumenkronen, tritt aber auch sehr selten beim Kelch auf, so z. B. bei dem Kelch von Monochaetum ensiferum. Interessant ist die Tatsache, daß diese

Deckung auch bei den Cyathienblättern von Euphorbia fulgens zu beobachten ist. Es ist anzunehmen, daß dieser hier regelmäßig auftretenden contorten Deckung eine simultane Entstehung dieser Hüllblätter vorausgegangen ist. Zwar entstehen sonst die Hüllblätter bei den Euphorbiaarten in der Regel succedan, doch dürfte die simultane Entstehung hier nicht verwunderlich sein, der diese Blätter ihrem Bau nach mehr Blumenblättern gleichen als den Cyathienblättern der verwandten Arten.

II. Die Formen der nichtdeckenden Ästivation.

1. a) Die klappige Ästivation.

Eine klappige Ästivation kann einerseits durch ein aktives Wachstum der Glieder des betreffenden Wirtels entstehen, andererseits dadurch, daß der Kelch — um diesen handelt es sich hier — sehr bald mit den anderen Blattkreisen nicht mehr im Wachstum Schritt hält. So unterbleibt die Bildung einer lateralen Deckung bzw. es wird eine bereits eingetretene Deckung aufgehoben. Während in dem zuletzt erwähnten Fall die klappige Ästivatien nur von kurzer Dauer ist und bei weiterem Zurückbleiben des Kelches in eine aperte Ästivation übergeht, bleibt in dem anderen Fall die klappige Ästivation erhalten.

Wir wollen uns an dieser Stelle auf die zuletzt erwähnten Fälle beschränken. Die klappige Ästivation findet sich sowohl bei Kelchen wie bei Blumenkronen, also bei Wirteln, die succedan oder simultan entstehen.

Kelche.

Als Beispiele für die Bildung der klappigen Ästivation bei Kelchen seien Limosella aqu., Mimulus lut. und Physalis Alkekengi angeführt. Bei Limosella und Physalis entsteht der Kelch quincuncial, bei Mimulus absteigend. Obwohl die Kelchblätter anfangs eine ihrer Entstehungsfolge entsprechende Förderung erfahren, so gleichen sich doch die Größenunterschiede der einzelnen Blätter bald ganz oder so gut wie vollständig aus[1]). Gleichstark wachsen nun die Anlagen weiter. Mit zunehmender Vergrößerung des Blütenkörpers erfolgt ein Breitenwachstum der einzelnen Blätter in der Weise, daß sich stets die Blattränder benachbarter Blätter nur berühren, nicht aber übergreifen. Schumann meint nun, daß bei zunehmendem Flächenwachstum sich die benachbarten Blätter gegeneinander stemmen und abplatten, was an einer Verdickung der Blattränder zu beobachten sei. Ich habe eine solche

1) Infolgedessen ist es später nicht mehr möglich, aus der Ästivation Angaben über die Entstehungsfolge zu machen.

Verdickung bzw. Abplattung der Blattränder nirgends finden können. Es kann zwar möglich sein, daß an den Blatträndern zuweilen derartige Verdickungen, wie sie Schumann gefunden haben will, auftreten. Daß aber ihr Vorhandensein mit der Bildung einer klappigen Ästivation im Zusammenhang steht, halte ich für ausgeschlossen, ganz abgesehen davon, daß dann diese Abplattung in allen Fällen, wo eine derartige klappige Ästivation vorkommt, nachweisbar sein müßte.

Aber nicht nur die Bildung einer lateralen, sondern auch die einer apikalen Deckung wird verhindert, trotzdem bei allen Gliedern ein starkes hyponastisches Wachstum vorhanden ist. Der Grund für das Ausbleiben einer apikalen Deckung ist der, daß alle Blätter ein gleichstarkes hyponastisches Wachstum aufweisen, das auch gleichzeitig in Erscheinung tritt. Nur wenn sich die Glieder eines Wirtels durch ein verschieden starkes oder durch ein zu verschiedenen Zeiten einsetzendes hyponastisches Wachstum auszeichnen, wird die Bildung einer apikalen Deckung ermöglicht. Hier aber beobachten wir wie alle Blätter in allen Teilen gleichstark hyponastisch wachsen. Die Folge dieses Wachstums, welches schon sehr bald in der Entwicklung der Blüte auftritt, ist, daß sich die fünf Blätter oder Zipfel über das Innere des Blütenkörpers emporwölben und in ihrer Gesamtheit eine Kappe bilden, die die inneren Organe umhüllt. Da zuweilen an den Rändern zweier benachbarter Blätter eine Verwachsung eintritt, außerdem an der Spitze der Kappe, dort, wo die fünf Zipfel aneinander stoßen, meist eine ganze Anzahl von Emergenzen auftreten — diese fehlen natürlich meistens auch an den anderen Teilen der Blätter nicht — die an dieser Stelle für einen dichten Abschluß des Ganzen sorgen, so dürfte wohl durch diese Ästivation dasselbe erreicht werden, was offenbar durch eine Deckung ermöglicht wird, nämlich ein Schutz der inneren Organe. Hinsichtlich des hyponastischen Wachstums der einzelnen Kelchblätter muß noch erwähnt werden, daß dieses sowohl in longitudinaler wie in querer Richtung der Blätter erfolgt. Im Querschnitt erhält man demzufolge von den Blättern oder Zipfeln halbmondförmige Bilder. Längsschnitte weisen darauf hin, daß das hyponastische Wachstum an der Spitze der Blätter am stärksten entwickelt ist.

Die klappige Ästivation kann beim Kelch auch noch auf andere Weise zustande kommen. Bei Euphrasia und Alectorolophus liegen die vier Kelchzipfel in der Nähe der Spitze paarweise aneinander (Fig. 16, Taf. VII). Die Bildung dieser eigentümlichen Ästivation hängt mit dem schon früher erwähnten Förderungserscheinungen des Blütenkörpers zusammen. Durch sein starkes Wachstum in transversaler Richtung

tritt bei den zur Röhre verwachsenen Kelchblättern, die an den vier Ecken des Blütenkörpers liegen, ein verschieden starkes Wachstum ein. Es werden nämlich alle diejenigen Teile der Blüte, die ihrer Lage nach mit der Förderungsrichtung parallel verlaufen, stärker wachsen als die, welche senkrecht dazu angeordnet sind, also parallel der Medianebene liegen. Da nun jedes Blatt eine solche Plus- und Minusseite besitzt, so tritt infolgedessen eine Verlagerung der einzelnen Blattpartien der Kelchröhre ein. Nur die oberen Teile der Kelchröhre und die Zipfel werden durch diese Wachstumsvorgänge des Kelches verändert, während an der Basis die Stellung der Kelchblätter beibehalten wird. Aus Taf. VII, Fig. 17 und 18 ist das bevorzugte Wachstum aller in der Transversalrichtung des Blütenkörpers liegenden Teile deutlich zu ersehen.

Blumenkrone.

Bei den Blumenkronen der Mimosaceen (z. B. Calliandra) erfolgt die Bildung der klappigen Ästivation in ganz ähnlicher Weise, wie sie für die Kehle von Limosella, Mimulus usw. beschrieben worden ist. Ein Unterschied in der Entwicklung der Glieder besteht nur darin, daß hier infolge der simultanen Entstehung der Blumenkrone gleich von Anfang an ein gleichmäßiges sowie ein gleichstarkes hyponastisches Wachstum zu beobachten ist.

1. b) Die induplikativ-valvate (klappige) Ästivation.

Schon bei der Besprechung der Entstehung der Blumenkronendeckung von Datura war von der induplikativ-klappigen Ästivation die Rede. Wir verstehen darunter eine solche klappige Ästivation, bei der die Ränder der einzelnen Blätter nach innen geschlagen sind. Bei der Bildung dieser Ästivation spielen die gleichen Wachstumserscheinungen eine Rolle, die für die Entstehung der klappigen Ästivation in Frage kommen.

Als Beispiel für das Auftreten einer derartigen Ästivation möge der Kelch von Browallia dienen. Dieser entsteht quincuncial. Die Förderung der einzelnen Glieder, die zunächst ihrer Entstehungsfolge entspricht, wird bald in der Weise verändert, daß alle Blätter gleiche Größe erreichen und gleichmäßig weiter wachsen. Nun setzt bei den Gliedern ein intensives hyponastisches Wachstum ein, welches in erster Linie in querer Richtung der Blätter erfolgt und infolgedessen die Blätter eine im Querschnitt hufeisenförmige Gestalt annehmen (vgl. Taf. VII, Fig. 9). Dieses eigentümliche hyponastische Wachstum der Blätter bzw. Zipfel gestattet es nicht, daß trotz des starken Breitenwachstums derselben, welches

während der weiteren Entwicklung des Kelches stets zu beobachten ist, eine laterale Deckung zustandekommt. Wir hatten früher gehört, daß eine laterale Deckung dann entsteht, wenn die Maximalbreite eines jeden Blattes größer ist, als $\frac{2\pi r}{5}$ (in fünfgliedrigen Wirteln!). Dies ist nun hier der Fall (vgl. Taf. VII, Fig. 9), trotzdem aber unterbleibt aus oben erwähnten Gründen die Bildung der lateralen Deckung. Die von Schumann gemachte Angabe hinsichtlich der Entstehung einer (lateralen) Deckung haben also nur mit Vorbehalt Gültigkeit. Ob eine laterale Deckung entsteht oder nicht, hängt, wie wir sehen, nicht nur von dem Breitenwachstum, sondern auch von einem entsprechenden kyponastischen bzw. epinastischen (vgl. Abschn. über die red.-klapp. Äst.) Wachstum ab. Die apikale Deckung wird auch verhindert und zwar durch ein gleichstarkes hyponastisches Wachstum aller Glieder.

Bei der Blumenkrone von Browallia entsteht zunächst eine induplikativ-klappige Ästivation, die sich von der eben beschriebenen Ästivation des Kelches nur dadurch unterscheidet, daß die einzelnen Kronteile, die simultan entstanden sind, eine ungleiche Förderung erfahren. Letztere erfolgt in der Weise, daß die Zipfel umso geförderter sind, je weiter sie von dem ersten Kelchblatt, welches links vom Deckblatt liegt, entfernt sind. Aber nicht nur hinsichtlich ihres Größenwachstums, sondern auch ihres hyponastischen Wachstums verhalten sich die Kronzipfel verschieden. Am stärksten hyponastisch wachsen die beiden mit dem ersten Kelchblatt alternierenden Kronzipfel, am schwächsten der diesen gegenüberstehende Kronlappen. Die Folge davon ist, daß hier eine in der Symmetrieebene[1]) absteigende apikale Deckung entsteht, die hier als induplikativ-imbrikat bezeichnet wird, da, wie wir sahen, ihrer Bildung eine induplikativ-klappige Ästivation vorausgeht. Eine laterale Deckung kommt auch hier nicht zustande, obwohl bei allen Teilen ein genügend starkes Breitenwachstum vorhanden ist. Sie wird verhindert durch ein starkes plagio-hyponastisches Wachstum der einzelnen Glieder.

1. c) Die reduplikativ-valvate (klappige) Ästivation.

Diese ist eine solche klappige, bei der die Ränder der einzelnen Blätter nach außen geschlagen sind. Die Bildung einer derartigen Ästivation, die sehr selten auftritt, untersuchte ich bei dem Kelch von Nicandra. Die jungen Blattanlagen wachsen zunächst in der gleichen Weise weiter wie die von Wirteln, bei denen eine klappige Ästivation

1) Diese geht durch die Mitte des ersten Kelchblattes!

entsteht. Später setzt ein epinastisches Wachstum ein und dieses verhindert hier die Bildung einer lateralen Deckung.

2. Die aperte Ästivation.

Die Entstehung der aperten Ästivation hat ihre Ursache darin, daß ein genügend starkes Breitenwachstum, welches die Bildung einer lateralen Deckung ermöglicht, fehlt. Außerdem ist meist kein hyponastisches Wachstum ausgebildet. Ich beobachtete die aperte Ästivation nur als vorübergehend ausgebildeten Zustand der Glieder eines Wirtels, und zwar entweder vor der Bildung einer deckenden Ästivation oder nachher. Letzteres ist vielfach bei Kelchen der Fall, die mit zunehmendem Alter der Blütenknospe im Wachstum zurückbleiben, so daß entweder von vornherein die Entstehung einer Deckung verhindert wird, oder, wenn eine Deckung vorhanden ist, diese allmählich in eine klappige und später in eine aperte Ästivation übergeht. So liegen die Verhältnisse beispielsweise bei den Kelchen von Verbascum nigrum, Nemesia versicolor usw.

Als apert muß auch die Ästivation der Cruziferenkelche bezeichnet werden. Hier erfolgt zwar ein Übergreifen der Blattränder benachbarter Blätter, doch gehören diese zwei verschiedenen Blattkreisen an. Eine Deckung oder eine Berührung benachbarter Blätter desselben Blattkreises unterbleibt hier.

Anhang.

Die mechanischen Faktoren als Ursachen für die Bildung der Ästivationsformen.

Wir haben gesehen, daß früher Druckverhältnisse usw. zur Erklärung der Entstehung der einzelnen Ästivationsformen herangezogen worden sind. Hierzu möchte ich erwähnen, daß ich in den von mir untersuchten Fällen bei der Bildung der Ästivation niemals die Wirksamkeit von mechanischen Faktoren feststellen konnte. Ob überhaupt bei Pflanzen, die sich unter normalen Bedingungen entwickeln, mechanische Einflüsse bei der Bildung der Ästivation eine Rolle spielen, vermag ich nicht zu entscheiden. Sicher ist aber, daß man bei der Entstehung der Ästivationsformen keinesfalls den mechanischen Faktoren so hohe Bedeutung beimessen darf, wie das bisher geschah. Selbst dann, wenn eine Pflanze unter anormalen Bedingungen kultiviert wird, sprechen die Tatsachen offenbar gegen die Annahme, daß mechanische Faktoren

bei der Bildung der Ästivationsformen eine Rolle spielen. So ließ ich Infloreszenzen von Lindenbergia philipinensis in der von Nemec[1]) angegebenen Weise 6 Wochen lang zwischen zwei konvergenten Glasplatten wachsen. Querschnitte durch die Infloreszenzen zeigten mehr oder weniger deutlich, daß die Deckblattpaare, die bei normalen Infloreszenzen dekussiert stehen, hier unter einem Winkel angeordnet sind, der größer bzw. kleiner als 90° ist (vgl. Abb. 9). Was die Blütenbildung anbelangt, so ist zu erwähnen, daß Blüten nur vereinzelt zur Entwicklung gelangen. Die jungen Blüten zeigen ebenso wie die Deckblätter ein in verschiedenen Richtungen verschieden starkes Wachstum. Alle Partien, die senkrecht zur Druckrichtung angeordnet sind, wachsen bedeutend stärker als solche, die in der Druckrichtung liegen. Das

Abb. 9

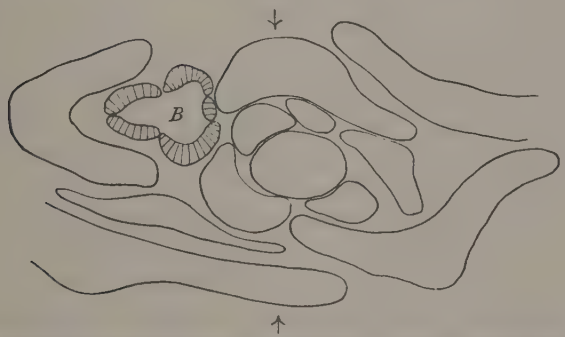


Abb. 9. Lindenbergia philippinensis. Querschnitt durch eine zwischen zwei konvergenten Glasplatten gewachsene Infloreszenz. Die Pfeile sollen die Druckrichtung anzeigen.

eben Gesagte gilt natürlich auch für die einzelnen Glieder des Kelches und der Krone. Dies zeigt z. B. Abb. 9 sehr deutlich an den verschiedenen Größenverhältnissen der einzelnen Kelchzipfel der mit *(B)* bezeichneten Blüte. Nur das adaxial gelegene Blatt ist, weil es in der Druckrichtung liegt, klein geblieben; die anderen Glieder übertreffen es mehrfach an Größe. Bei normalen Blüten ist die Ästivation des Kelches eine klappige, hier ist, wie wir sehen, die Ästivation ebenfalls klappig, sie ist also nicht verändert worden, wenngleich das Wachstum der einzelnen Kelchzipfel in weitgehendem Maße beeinflußt worden ist. Auch bei der Blumenkrone wird die im Normalfall auftretende Ästivation — eine aufsteigende Deckung — beibehalten. — Leider konnte nicht

1) Vgl. Nemec, Über den Einfluß der mechanischen Faktoren auf die Blattstellung, Prague Acad. des Sc. 1903.

festgestellt werden, ob die Entstehungsfolge der Kelchblätter unter anormalen Bedingungen eine andere ist wie sonst. Im Normalfall entsteht der Kelch quincuncial, und zwar geht der Bildung der Kelchblätter eine Förderung des Blütenkörpers in transversaler Richtung voraus, so daß dieser zur Zeit der Entstehung der Kelchblätter die Form eines Ellipsoids besitzt[1]).

Zusammenfassung.

Aus den eben angeführten Tatsachen können wir folgende Konsequenzen ziehen:

Das Zustandekommen der Aestivationsformen ist in erster Linie durch ein aktives Wachstum der einzelnen Blätter oder Zipfel bedingt, und zwar durch ein Breitenwachstum bzw. durch ein hyponastisches Wachstum oder durch beide Wachstumserscheinungen. Weiterhin dürften in gewissen Fällen bestimmte Förderungserscheinungen des Blütenkörpers, z. B. eine Förderung in transversaler Richtung (vgl. Rhinanthoideen) mit der Bildung einer Ästivation im Zusammenhang stehen, wenngleich dem Auftreten derartiger Förderungserscheinungen keine allzu große Bedeutung für die Bildung einer bestimmten Ästivation beigemessen werden darf. Mechanische Faktoren spielen in den vorliegenden Fällen bei der Entstehung einer Ästivation keine Rolle.

Was die Beziehungen, die zwischen der Entstehungsfolge und der Förderung der Glieder eines Wirtels einerseits und ihrer Ästivation andererseits bestehen, anbelangt, so ist folgendes zu bemerken:

Bei Kelchen werden in allen Fällen die geförderten Blätter zu lateral deckenden. In vielen Fällen ist die Förderung eine der Entstehungsfolge entsprechende und demzufolge wird die Ästivation eine eutopische. In anderen Fällen tritt frühzeitig eine Veränderung der Wachstumsverhältnisse der Glieder des betreffenden Wirtels ein und so

1) Hierzu muß bemerkt werden, daß die bei allen Rhinanthoideen mehr oder weniger deutlich zu beobachtende Förderung des Blütenkörpers in der Transversalrichtung wohl kaum als Folge von Druckwirkungen angesehen werden darf. Bei manchen Antirrhinoideen (Antirrhinum, Lophospermum [vgl. Muth, Taf. 31 Fig. 7]) zeigt das Blütenprimordium in noch viel ausgedehnterem Maße als bei den Rhinanthoideen eine Förderung des Blütenkörpers in der Transversalrichtung. Da nun Nemec nachgewiesen hat, daß niemals an den Stellen des relativ größten Druckes Blattanlagen gebildet werden, so müßte in diesen Fällen das erste Kelchblatt nicht adaxial entstehen; denn gerade an der Achse und auf der gegenüberliegenden Seite müßte der Druck auf das Blütenprimordium am stärksten sein, und dort die Bildung von Blattanlagen verhindern. In beiden Fällen entsteht aber der Kelch absteigend. Die Bildung von Vorblättern, durch die eine Streckung des Blütenkörpers hervorgerufen werden könnte, unterbleibt hier.

wird die Deckung eine diesen neuen Förderungsverhältnissen entsprechende, sie wird metatopisch. Infolge der Tatsache, daß stets die geförderten Blätter zu deckenden werden, ist es möglich, aus der Deckungsweise des Kelches zu ersehen, welche Blätter zur Zeit der Bildung der Kelchdeckung gefördert waren und welche nicht, auch wenn später durch nachträgliche Förderungserscheinungen die Größenverhältnisse der einzelnen Blätter andere werden. (Vgl. Diascia, Veronica, teucrium, Digitalis.) Die Entstehungsfolge der Kelchblätter läßt sich jedoch meistens nicht aus der Deckungsweise ermitteln. Nur bei bestimmten quincuncialen Deckungsweisen kann man sagen, daß die Kelchblätter in derselben Reihenfolge entstanden sind, in der sie eine Deckung erkennen lassen. (Vgl. Abb. 7, Fig. 1, 3 und 4.) Daß die quincunciale Kelchdeckung auch metatopisch sein kann, zeigen die Deckungsweisen der Kelche von Linaria und Petunia. In den Fällen, wo eine aufsteigende oder absteigende Kelchdeckung zu beobachten ist, läßt sich in keinem Fall aus der Deckungsweise die Entstehungsfolge erkennen. Beide Deckungsweisen können eutopisch oder metatopisch sein; welches von beiden zutreffend ist, kann nur durch das Studium der Entwicklungsgeschichte festgestellt werden. Wenden wir uns jetzt der Betrachtung der apikalen Kelchdeckung zu. Wir sahen, daß von zwei benachbarten Blättern stets das Blatt zu einem deckenden wird, welches schwächer hyponastisch wächst. Die Beobachtung lehrt weiterhin, daß Blätter ein umso geringeres hyponastisches Wachstum zeigen, je geförderter sie sind. Dementsprechend werden bei der Bildung der apikalen Deckung ebenso wie bei der Entstehung der vorher erwähnten lateralen Deckung stets die geförderten Blätter zu deckenden. Die Folge davon ist, daß in allen Fällen, wo beim Kelch laterale und apikale Deckungen auftreten, diese stets in gleicher Weise ausgebildet sind. (Beide absteigend, beide aufsteigend usw.) Auch in den Fällen, wo beim Kelch eine klappige Ästivation entsteht, treten Beziehungen zwischen dem Flächenwachstum der Blätter und ihrem hyponastischem Wachstum klar zutage. Hier nehmen die Blätter gleichmäßig an Größe zu und dementsprechend zeigen sie auch alle gleiches hyponastisches Wachstum.

Anders liegen die Verhältnisse bei der Blumenkrone. Tritt hier nur eine laterale Deckung ein, so werden in ähnlicher Weise wie beim Kelch die geförderten Blätter zu deckenden. (Vgl. Schizanthus.) Findet sich dagegen nur eine apikale Deckung, so zeigt sich, daß die geförderten, d. h. hier die am stärksten hyponastisch wachsenden Blätter gedeckt werden [1]). In den Fällen, wo eine apikale und eine laterale

1) Bei der Blumenkrone ist das bei den einzelnen Zipfeln oder Blättern

Deckung anzutreffen ist, werden je nachdem, ob die apikale oder die laterale Deckung früher entsteht, die geförderten Blätter gedeckt oder sie werden zu deckenden. (Vgl. Alonsoa, Papilionaceen.) Die beim Kelch zu beobachtende Erscheinung, daß mit zunehmendem Flächenwachstum das hyponastische Wachstum der Blätter ab nimmt, läßt sich hier erst kurz vor der Entfaltung beobachten. Dagegen stimmt die Blumenkrone mit dem Kelch darin überein, daß nur in ganz besonderen Fällen die Entstehungsfolge der Glieder aus der Art der Deckung ersichtlich ist. In der Regel ist die Deckung metatopisch, stets eutopisch ist jedoch die gedrehte Deckung.

Was einen Wechsel in der Ästivation eines Wirtels anbelangt, so läßt sich hierüber folgendes sagen: Entweder geht eine deckende Ästivation in eine nicht-deckende über, oder es entsteht aus einer nicht-deckenden Ästivation eine deckende. Letzteres tritt sogar in der Regel ein, da anfangs die Glieder eines Wirtels, bei dem später eine Deckung auftritt, stets eine klappige oder aperte Ästivation zeigen. Dagegen geht nur sehr selten eine deckende Ästivation in eine andere, ebensolche, über. Einen derartigen Wechsel in der Ästivation beobachteten wir bei Petunia.

Sehr interessant ist weiterhin die Tatsache, daß die Deckungsweise ein Ausdruck der Gesamtsymmetrie der Blüte ist. So findet sich bei Blüten, deren Blumenkronen radiär sind, eine konstante contorte Deckung (Exacum). Bei anderen Blüten kommen Blumenkronen vor, die ebenfalls radiär sind, die sich aber hinsichtlich der Deckungsweise, welche hier eine variable imbrikate ist, sehr deutlich von den vorher genannten unterscheiden (Nicandra). Fernerhin gibt es Blüten, deren Blumenkronen sich dadurch auszeichnen, daß bestimmte Deckungsweisen, z. B. die absteigende Deckung besonders häufig auftreten, andere dagegen mehr oder weniger zurücktreten (Verbascum thapsiforme). Schließlich haben wir Blüten kennen gelernt, bei deren Blumenkronen eine einzige Deckungsweise der imbrikaten Ästivation stabil auftritt (Alonsoa). Daraus ersehen wir, daß zwischen Blüten, deren Blumenkronen eine labile und solchen, die eine stabile imbrikate zeigen, alle Übergänge existieren. Gleichzeitig geht in den meisten Fällen mit zunehmender Häufigkeit einer oder zwei bestimmter Deckungsweisen (zu deren Gunsten die anderen zurücktreten) eine Bevorzugung

---

einsetzende hyponastische Wachstum insofern eine Förderungserscheinung, als die einzelnen Anlagen anfangs orthonastisch wachsen. Bei den Kelchblättern ist das hyponastische Wachstum — wo es auftritt — von vornherein vorhanden, und so ist in diesem Falle das Abschwächen bzw. Aufheben der Krümmung durch ein entsprechendes epinastisches Wachstum die Förderungserscheinung.

einzelner Kronteile gegenüber anderen Hand in Hand, so daß dadurch die Blumenkrone auch ihrem äußerem Bau nach dorsiventral wird. Dementsprechend besitzen Blüten, deren Blumenkronen deutliche Verschiedenheiten hinsichtlich der Größe ihrer einzelnen Kronteile zeigen, in der Regel eine konstante imbrikate Deckung, während solche, bei denen sich die Größenunterschiede in geringem Maße oder garnicht ausprägen, in der Regel eine geringere oder größere Variabilität der Deckungsweisen erkennen lassen. Daß aber die Deckung der Blumenkrone ein Ausdruck der Gesamtsymmetrie der Blüte ist, dürfte erwiesen sein durch die Tatsache, daß mit zunehmender Dorsiventralität der Blüte gerade solche Deckungsweisen häufiger und schließlich konstant auftreten, bei denen die Ästivationsebene der Blumenkrone mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt[1]).

Es gibt Fälle, wo eine Bevorzugung einzelner Kronteile unterbleibt, trotzdem aber eine stabile imbrikate Deckung in Erscheinung tritt (z. B. Chaenostoma, Bacopa usw.). Die Tatsache, daß auch hier die Ästivationsebene der Blumenkrone mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt, dürfte dafür sprechen, daß die Symmetrieverhältnisse der Blumenkrone in erster Linie in der Deckungsweise der Kronteile ihren Ausdruck finden und sich erst später an den Größenverhältnissen der einzelnen Kronteile ausprägen.

Auch beim Kelch ist die Deckungsweise ein Ausdruck der Gesamtsymmetrie der Blüte, obwohl hier durch die in der Regel fixierte succedane Entstehungsfolge der Blätter und durch konstante Förderungserscheinungen nur in ganz wenigen Fällen eine variable Kelchdeckung zu beobachten ist. Doch läßt sich, wie wir bei Petunia gesehen haben, nachweisen, daß auch der Kelch die Tendenz zeigt, die Deckungsweise so zu verändern, daß seine Ästivationsebene mit der Symmetrieebene der Blüte zusammenfällt. Dabei traten, abgesehen von dem epinastischen Wachstum des die Deckung verändernden Blattes, keinerlei Förderungserscheinungen auf, so daß sich die Symmetrieverhältnisse der Blüte auch in diesem Fall beim Kelch nur in der Deckungsweise ausprägen.

Auf Grund der in dieser Arbeit ausgeführten Untersuchungen glaube ich behaupten zu können, daß die Deckungsweise des Kelches und der Blumenkrone in der gleichen Weise wie die Entfaltungsfolge bezw. Verstäubungsfolge der Staubblätter ein Ausdruck der Gesamt-

1) Wir haben gesehen, daß sich diese Beobachtung nicht nur in den Fällen, wo die Symmetrieebene durch die Deckblattmitte und die Mitte der Achse hindurchgeht, sondern auch bei schräg dorsiventralen Blüten machen läßt.

symmetrie der Blüte ist und daß die Deckungsweisen der Kelch- und Kronblätter für diese Wirtel charakteristische Einzelerscheinungen sind, die in ihrer Mannigfaltigkeit nur dann verstanden werden können, wenn man sie vom Standpunkt der Gesamtsymmetrie der Blüte aus betrachtet.

Zum Schluß möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, für die gütige Unterstützung bei der Anfertigung dieser Arbeit, sowie für die Überlassung des Materials aus dem Münchener Botanischen Garten verbindlichst zu danken.

Erklärungen der Tafeln.

(Mit Ausnahme von Tafel IX, Fig 32—34 wurden alle Zeichnungen nach Mikrotomschnitten angefertigt.)

Kelch quer getroffen: schraffiert.
Kelch von der Fläche getroffen: gestrichelt.
Kronenteile quer getroffen: schwarz.
Kronenteile von der Fläche getroffen: punktiert.

Tafel VII, Fig. 1—4: Schizanthus pinnatus. Fig. 1: Längsschnitt durch eine ältere Blütenknospe. Die Schnittebene verläuft senkrecht zur Symmetrieebene der Blüte. Fig. 2: Querschnitt durch eine junge Blütenknospe, bei der die Deckung teilweise eingetreten ist. (Die in den Kronteilen gestrichelt gezeichneten Linien sollen andeuten, in wieviel Lappen sich dieselben zerspalten.) Fig. 3 und 4: Querschnitte durch ein und dieselbe Blütenknospe. Fig. 3 weiter oben, Fig. 4 in der Nähe der Basis der Blumenkrone. — Hinsichtlich der Deckungsweise vgl. Fig. 3 mit Fig. 4 einerseits und Fig. 3 mit Fig. 2 andererseits. — Fig. 5—7: Antirrhinum majus. Querschnittserie durch den oberen Teil des Kelches. Dient zur Veranschaulichung der apikalen und lateralen aufsteigenden Kelchdeckung. Fig. 8—12: Browallia grandiflora. Fig. 8—11: Querschnitte, Fig. 12: Längsschnitt (senkrecht zur Symmetrieebene), zeigen die induplikativ-klappige Ästivation von Kelch und Krone. Fig. 13—15: Cytisus racemosus Querschnitte durch drei verschiedene alte Blütenknospen, lassen die Bildung der absteigenden Deckung der Blumenkrone erkennen. Fig 16—18: Euphrasia Rostkoviana. Querschnittserie durch die obere Partie des Kelches.

Tafel VIII, Fig. 19—23: Nicandra physaloides. Querschnittserie durch eine Blütenknospe. Erl. d. Fig. i. Text. *O.L.* = Oberlippe. *S.U.* = Seitenlappen der Unterlippe. *M.U.* = Mittellappen der Unterlippe Fig. 24—28: Scrophularia nodosa Querschnittserie durch eine Blütenknospe. Bezeichnung wie oben.

Tafel IX, Fig. 29: Euphrasia Rostkoviana. Transversaler Längsschnitt durch eine Blütenknospe; zeigt die (apikale) Rhinanthoideendeckung. Bezeichn. wie ob. Fig 30 und 31: Linaria vulgaris. Fig. 30: Transveraler-, Fig. 31: Medianer Längsschnitt. Beide Figuren zeigen die apikale absteigende Deckung. (In Fig. 31 ist nur ein Seitenlappen der Unterlippe im Schnitt getroffen.) Fig. 32—34: Calceolaria chelidonioides. Mediane Längsschnitte durch verschieden alte Blütenknospen. Erl. i. Text.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Über die Bedingungen des Kohlensäuretransports zu den Chloroplasten.

Von **Lars-Gunnar Romell**, Djursholm (Schweden).

Mit 1 Abbildung im Text.

I. Luftblatt in Luft.

Betreffend die Bedingungen der CO_2-Versorgung der Luftblätter hat neulich Schroeder (1924) die dankenswerte Arbeit unternommen, einige grundlegende Daten für eine quantitative Berechnung an einem bestimmten Objekt (Efeublatt) zu ermitteln. Er bestimmte durch Messungen die Wegequerschnitte und die Wegelängen für die Gasdiffusion im Schwammparenchym und Palisadengewebe sowie die entsprechenden Größen für die Hydrodiffusion in den Palisadenzellen. Daran anschließend hat er dann sehr interessante Berechnungen angestellt, vornehmlich die Frage über die Verteilung der Widerstände für den CO_2-Transport im Blatt betreffend. Zum Schluß errechnet er, gewissermaßen als Kontrolle der vorigen Berechnungen, den bei normaler CO_2-Spannung (0,0003 Atmosphären) an der unteren Epidermis höchst möglichen CO_2-Transport und kommt zu einem Wert, der zwar für das Efeublatt recht hoch erscheint, aber immerhin nur wenig über dem nach Boysen-Jensens Zusammenstellung höchsten beobachteten Assimilationswert (bei Nymphaea) liegt. Schroeder sieht in dieser Übereinstimmung, der Größenordnung nach, einen Beweis dafür, daß seine Rechnungsweise und Voraussetzungen im großen und ganzen richtig und zutreffend sind. In einem ausführlichen Referat der Schroederschen Arbeit bespricht aber Noack (1925) die Möglichkeit einer „diffusen Momentanmobilisierung" der CO_2 im Protoplasma, wodurch mehr als die Hälfte des Widerstandes, womit Schroeder in der Hydrophase rechnet, verschwinden und der maximale Transportwert auf etwa das Doppelte steigen würde.

Quantitative Überlegungen der Art, wie sie von Schroeder für das Efeublatt durchgeführt worden sind, werden nach Ansicht des

Verfassers auf dem biologischen Gebiet nur zu selten vorgenommen. Sie sind oft sehr nützlich und aufklärend, auch wenn sie nur den Charakter ganz roher Schätzungen haben, die nur die Größenordnung richtig angeben. Ihre Seltenheit, z. B. in der Pflanzenphysiologie, hängt wohl teilweise damit zusammen, daß diese ein Zweig der Botanik ist. Beschreibenden Wissenschaften wie der „scientia amabilis" ist die Zahl nicht in der Weise geläufig wie beispielsweise der Physik und der Chemie. Außerdem wirkt aber der Mangel an den für eine exakte Durchführung der Berechnungen nötigen Daten abhaltend, manchmal mit Recht, manchmal mit Unrecht, denn es kann, wie gesagt, oft genug auch eine grobe Schätzung sehr nützlich sein. Das Beste ist hier, wie auf anderen Gebieten, oft des Guten Feind. Von diesen Gesichtspunkten aus betrachtet ist eine Arbeit, wie die von Schroeder, sehr zu begrüßen. Wie aus dem folgenden hervorgehen wird, hat aber Schroeder den vielleicht wichtigsten Posten der ganzen Rechnung versäumt. Andererseits hat er durch seine Berechnungsweise zu niedrige Werte des zu erwartenden maximalen Gesamttransports bekommen, so daß die relativ gute Übereinstimmung seines Transportwertes mit tatsächlich beobachteten Assimilationswerten wahrscheinlich darauf beruht, daß zwei in entgegengesetzter Richtung wirkende Fehler einander aufgewogen haben. Der prinzipiell wichtigste Mangel in Schroeders Berechnungen ist nicht die unzureichende mathematische Behandlung, sondern das Vernachlässigen eines für die Frage grundlegend wichtigen physikalischen Verhaltens, das auch sonst nicht die gebührende Beachtung zu finden pflegt. Mit den Bemerkungen Noacks in dem eben angeführten Referat haben diese Mängel, wie gleich bemerkt sei, nichts zu tun.

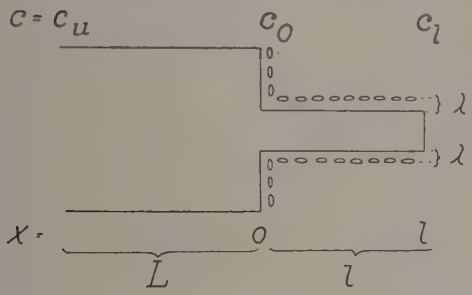
Da ich also im folgenden genötigt bin, eine in gewissen Punkten kritische Stellung zu Schroeder einzunehmen, möchte ich ausdrücklich gesagt haben, daß meine Absicht mit den betreffenden Ausführungen nur die ist, das wertvolle und, soviel ich weiß, in seiner Art einzige Material Schroeders ausnützen zu helfen, auf einige von ihm nicht beachtete Schwierigkeiten hinzuweisen und zur experimentellen Bestimmung der noch fehlenden, für die quantitative Durchführung der Berechnungen nötigen Daten anzuregen.

Zunächst sei in Kürze die formale Seite des Problems klargelegt. Für mathematische Hilfe beim Aufstellen und Lösen der dazu nötigen Grundgleichungen bin ich meinem Freund, Herrn Dozenten H. Cramér, zu Dank verpflichtet.

Wir führen folgende Bezeichnungen ein:

Wegelänge in Luft { Schwammgewebe L
Palisadengänge l
Längen von der unteren Mündung der Palisadengänge aus nach oben gerechnet (also $0 < x < l$) x
Diffusionsquerschnitt in Luft { Schwammgewebe . . . . . S
Palisadengänge . . . . . s
Grenzfläche Luft/Zellen { Seitenflächen der Palisadengänge . . . . . G
freie Endflächen der Palisaden . . . . . g
CO_2-Konzentration der Luft { allgemein c
an der unteren Epidermis . . . . . c_u
am unteren Ende der Palisaden . . . . . c_o
Diffusionskoeffizient für CO_2 in der Luft . . . . . K
Koeffizient des Abganges von CO_2 durch die Grenzfläche . . . . . h

Längen und Konzentrationen:



Oberflächen:

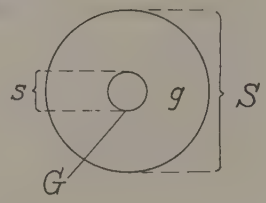


Fig. 1.

Die Längen seien in cm, die Oberflächen in qcm pro qcm Blattfläche, die Zeit in Sekunden gerechnet und die Konzentrationen auf ccm bezogen. Die Berechnungen sollen wie bei Schroeder die Verhältnisse in einem oben spaltöffnungsfreien Luftblatt betreffen. Mit Schroeder wird weiter angenommen, daß der gesamte CO_2-Verbrauch in den Palisaden stattfindet, daß also im Schwammgewebe nur Leitung, in den Palisadengängen aber gleichzeitig Leitung und Abgabe erfolgt.

Formal können die unzähligen kleinen Hohlräume, die auf 1 qcm Blattfläche kommen, zu einem einzigen vereint werden, von der in Fig. 1 angedeuteten Form. Die engere Partie entspricht den Palisadengängen, die weitere den Hohlräumen im Schwammgewebe. Um den engeren Teil und am Kreisring an der Grenze zwischen Palisadengang und Schwammgeweberaum sind die CO_2-saugenden Chloroplasten in der in der Figur links angedeuteten Weise angeordnet zu denken.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse im Palisadengang. Das mathematische Problem, das sich dabei darbietet, ist formal fast genau

dasselbe wie das Problem der Wärmebilanz eines Stabes, der mit seinem einen Ende bei einer konstanten Temperatur gehalten wird, sonst aber in ein Medium von anderer Temperatur herausragt. Es wird deshalb genügen, die Ableitung der Grundgleichungen nur knapp anzugeben und im übrigen auf Werke der Physik (z. B. Chwolson 1905, S. 340—342) zu verweisen.

Denken wir uns einen unendlich dünnen Abschnitt des Palisadengangs irgendwo zwischen 0 und l, der durch zwei Querschnittsflächen, die untere auf der Höhe x, die obere auf der Höhe $x + \Delta x$, begrenzt ist. Im Dauerzustand muß die Differenz der durch die Endflächen strömenden Mengen gleich der durch die Seitenfläche entweichenden sein. Es strömt pro Zeiteinheit

$$-Ks\frac{dc}{dx}$$

in den betrachteten Abschnitt hinein, durch die obere Grenzfläche die Menge

$$-Ks\frac{dc}{dx} - Ks\frac{d^2c}{dx^2}\Delta x$$

aus. Seitwärts entweicht die Menge

$$cGh\frac{\Delta x}{l}.$$

Die Proportionalitätskonstante h zu bestimmen, wird eine spätere Sorge sein. Im Dauerzustand wird

$$\frac{d^2c}{dx^2} = \frac{Gh}{Kls} \cdot c.$$

Die Integration hiervon liefert eine Gleichung von der Form

$$c = Ae^{-ax} + Be^{ax}, \qquad (1)$$

wo A, B und a Konstanten sind und wo e die Basis der natürlichen Logarithmen bedeutet. Die Konstante a ist definiert durch

$$a^2 = \frac{Gh}{Kls}.$$

Die Integrationskonstanten A und B wiederum sind durch die Bedingungen an beiden Enden des Palisadenganges definiert. Durch Einsetzen von $x = 0$ in (1) ergibt sich

$$A + B = c_o. \qquad (2)$$

Die zweite nötige Bedingung ist dadurch gegeben, daß an der oberen Endfläche des Palisadenganges (unter der oberen Epidermis), wo der Konsum und der Transport von CO_2 aufhört, auch das Gefälle

$$\frac{dc}{dx} = aBe^{ax} - aAe^{-ax} \qquad (3)$$

Null werden muß. Daraus durch Einsetzen von $x = l$

$$A = Be^{2al}. \tag{4}$$

Es folgt aus (2) und (4):

$$\left.\begin{aligned} A &= c_o \cdot \frac{e^{2al}}{1 + e^{2al}} \\ B &= c_o \cdot \frac{1}{1 + e^{2al}}. \end{aligned}\right\} \tag{5}$$

Damit ist die Beschreibung der Verhältnisse im Palisadengang formal erledigt. Betrachten wir jetzt die übrigen Teile des Gesamtsystems. Im Schwammgewebehohlraum strömt, unseren Annahmen gemäß, nur CO_2 hindurch, wird aber nicht seitwärts abgegeben. Dort muß daher, gleichen Querschnitt in allen Höhen vorausgesetzt, ein lineares Gefälle herrschen, und zwar von der Größe $(c_u - c_o) : L$. Im Dauerzustand muß dieses Gefälle gerade ausreichen, um teils die bei der Konzentration c_o durch die Palisadenendfläche g entweichende, teils die in den Palisadengang hineindiffundierende CO_2 zu ersetzen. Erstere ist pro Sekunde $c_o \cdot gh$, letztere ergibt sich durch Einsetzen von $x = 0$ in Gleichung (3) und Multiplikation mit Ks zu $-c_o \cdot aKs(B - A)$. Daher

$$\frac{KS}{L} \cdot (c_u - c_o) = gh \cdot c_o - aKs \cdot (B - A) \cdot c_o,$$

woraus

$$c_o = \frac{\frac{KS}{L}}{\frac{KS}{L} + gh - aKs \cdot \frac{1 - e^{2al}}{1 + e^{2al}}} \cdot c_u, \tag{6}$$

wo

$$a = \sqrt{\frac{Gh}{Kls}}.$$

Damit ist der rein mathematische Teil des Problems erledigt. Nachdem c_o mittels Gleichung (6) bestimmt worden ist, kann die Konzentration in beliebiger Höhe im Palisadengang nach Einsetzen der Werte von A und B laut (5) in Gleichung (1) gefunden werden, und der Transport von CO_2 durch das Gesamtsystem ergibt sich aus dem linearen Gefälle $(c_u - c_o) : L$ im Schwammgewebe durch Multiplikation mit KS.

In den Gleichungen kommt aber eine Konstante h vor, deren Bedeutung bis jetzt unklar geblieben ist. Es ist nicht einmal erwiesen worden, daß die betreffende Größe eine Konstante darstellt. Sie ist

das nur unter der Bedingung, daß die Abgabe von CO_2 durch die Grenzfläche des Luftraums in jedem Punkt proportional der dort herrschenden CO_2-Konzentration c ist. In der Tat muß die Abgabe teils von dem Gefälle auf dem Wege vom Luftraum bis an die Chloroplasten, teils von dem Widerstand auf demselben Wege abhängen. Das Gefälle ist von der Konzentration c der Luft an der Grenzfläche abhängig, aber nicht allein davon, sondern auch von der Konzentration an den Chloroplasten. Diese kann nicht aus den übrigen Daten berechnet werden. Sie ist u. a. von der Belichtung abhängig. Je optimaler die Belichtung, je niedriger muß unter sonst gleichen Bedingungen die CO_2-Konzentration an den Chloroplasten werden. Bei normalem CO_2-Gehalt der Luft, sonst aber optimalen Assimilationsbedingungen wird sie wahrscheinlich dem Wert Null ziemlich nahe gelegen sein können. Wir werden uns beschränken müssen, diesen Grenzfall zu betrachten. Unsere Überlegungen werden also die Voraussetzung haben, daß die CO_2-Konzentration an allen Chloroplasten der Palisaden Null sei. Wir werden also Verhältnisse betrachten, die bei wirklich assimilierenden Blättern niemals vorkommen, denen sich aber der wirkliche Zustand im Blatt bei optimaler Gestaltung aller Assimilationsbedingungen außer der CO_2-Zufuhr wird nähern müssen. Schroeder macht die der unsrigen ähnliche Annahme, daß die CO_2-Konzentration an den der oberen Epidermis am nächsten gelegenen Chloroplasten Null sei. Er scheint zu glauben, daß sich die Konzentrationen an den übrigen dann berechnen ließen, was aber nicht richtig ist.

Unter der eben präzisierten Voraussetzung ist das Gesamtgefälle auf dem Wege vom Luftraum bis an die Chloroplasten nur von der Konzentration c im Luftraum abhängig. Wir können aber dennoch nicht die Größe h als Konstante ansprechen, bevor wir die Natur der Widerstände auf dem genannten Wege untersucht haben.

Wir kommen jetzt zu einem Punkt, wo unsere Überlegungen sich von denjenigen Schroeders nicht nur durch die verschiedene mathematische Behandlungsweise scheiden. Dieser rechnet ohne weiteres mit derselben Konzentration zu beiden Seiten der Grenzfläche Luft/Hydrophase, weil bei der Temperatur, für die die Überlegungen gelten, etwa 15°, der Absorptionskoeffizient von CO_2 in Wasser rund 1 ist. In diesem Vorgehen birgt sich ein auf dem biologischen Gebiet sehr oft gemachter Denkfehler [1]), nämlich die Vermengung von Statischem und Dynamischem. Damit, daß im Gleichgewicht die Konzentrationen zu beiden Seiten

1) Andere Beispiele sind in meinem Aufsatze 1926a angeführt.

gleich sind, ist durchaus nicht gesagt, daß sie es auch sein müssen, wenn wir es mit einer Strömung zu tun haben. Dies würde vielmehr voraussetzen, daß an der Grenzfläche selbst kein Widerstand vorhanden wäre. In der Tat ist aber dies der Fall, wie sich namentlich aus den Untersuchungen von Bohr (1899) mit Sicherheit ergeben hat.

In der genannten Arbeit teilt Bohr den Absorptionskoeffizienten α in zwei dynamische Konstanten auf, die er bezw. den Invasions- und den Evasionskoeffizienten nennt. Diese mögen hier i bzw. ε genannt werden und die Dimension cm/Sek. (bei Bohr cm/Min.) haben. Sie stehen nach Bohr zueinander und zu dem Absorptionskoeffizienten in folgender Beziehung

$$i = \alpha\varepsilon. \tag{7}$$

Die Konstante i gibt an, welche Menge des Gases in der Zeiteinheit durch die Einheit der Grenzfläche in die Flüssigkeit hineintritt, wenn das betreffende Gas in der Gasphase die Einheitskonzentration hat. Die Konstante ε stellt in entsprechender Weise die Menge des Gases dar, die pro Zeiteinheit durch die Einheitsfläche in die Gasphase heraustritt, wenn in der Flüssigkeit die Konzentration des gelösten Gases den Einheitswert hat. Invasion und Evasion werden als voneinander unabhängig betrachtet, und das tatsächliche Ein- oder Ausströmen des Gases ergibt sich also aus der Differenz der Leistungen der beiden Prozesse. Im Gleichgewicht halten sich beide die Wage. Die Versuchsergebnisse Bohrs ließen sich mittels dieser einfachen Annahmen sehr gut beschreiben.

Auf die Frage, was die Ursache des Widerstandes ist, der an der Grenzfläche seinen Sitz hat, geht Bohr nicht näher ein. Die Möglichkeit, daß der Widerstand von einer unbeweglichen Flüssigkeitsschicht an der Oberfläche herrühre, weist er jedoch ab (S. 520 u. 521). Die Annahme liegt sonst nahe, daß es sich um eine Art Diffusionswiderstand in der vom Innern der Flüssigkeit in vieler Hinsicht abweichenden Grenzhaut handle. In der Tat scheint diese Annahme mit Bohrs Ergebnissen nicht unvereinbar zu sein. Man hat nach Bohr für den Gastransport q pro Zeiteinheit durch die Einheitsfläche

$$q = ic - \varepsilon\gamma = \alpha\varepsilon c - \varepsilon\gamma = \varepsilon(\alpha c - \gamma), \tag{8}$$

wo c die Konzentration in der Luft, γ diejenige in der Hydrophase bedeutet. Wenn man in grober Weise die Grenzhaut als eine homogene Lamelle von der Dicke Δ betrachtet, die im Gleichgewicht β mal so viel Gas pro Volum enthält wie die Hydrophase, also $\alpha\beta$ mal so viel wie die Gasphase, und wenn weiter angenommen wird, daß an den beiderseitigen Grenzflächen der Grenzhaut das Konzentrationsgleichgewicht sich unendlich rasch einstellt (vgl. Nernst 1913, S. 611), so hat man für den Transport mittels Diffusion durch die Grenzhaut

$$q = \frac{\alpha\beta c - \beta\gamma}{\Delta} k_\Delta = \frac{\beta k_\Delta}{\Delta}(\alpha c - \gamma), \tag{9}$$

wo k_Δ den für die Diffusion innerhalb der Grenzhaut gültigen Diffusionskoeffizienten bedeutet. Es könnte also, wie man durch Vergleichen von (8) und (9) findet, der Evasionskoeffizient Bohrs als aus den drei Größen β, k_Δ und Δ zusammengesetzt betrachtet werden, wobei allerdings zu bemerken ist, daß bei merklicher adsorptiver Ansammlung des Gases in der Grenzhaut β keine Konstante sein kann[1]). Nebenbei sei bemerkt, daß der Diffusionskoeffizient k_Δ in der Grenzhaut nach Bohrs Werten für die Evasionsgeschwindigkeit sich als ganz außerordentlich niedrig ergibt, wenn für Δ die Größenordnung angenommen wird, zu der man bei den Schätzungen der Dicke der Oberflächenhaut der Flüssigkeiten gekommen ist (einige Millionstel mm, vgl. Freundlich 1923, S. 423 ff.), was ja freilich nicht ohne weiteres statthaft ist. Andererseits kommt man mit der Annahme, daß k_Δ den für die gewöhnliche Diffusion in Wasser geltenden Wert habe, zu absonderlich hoch erscheinenden Werten für die Dicke Δ der unbeweglichen Schicht, nämlich wenigstens von der Größenordnung 0,1 mm. Man bemerke, daß die Größe β größer als 1 sein muß, weil CO_2 die Oberflächenspannung des Wassers erniedrigt und somit sich in der Oberflächenschicht ansammeln muß (vgl. z. B. Freundlich 1923, S. 111 u. 113).

Wir werden uns im folgenden an die Ergebnisse Bohrs und an seine Formulierung der bei der Grenzfläche stattfindenden Prozesse halten. Für die Betrachtung der Verhältnisse an der Grenzfläche und in der Hydrophase bedürfen wir folgender Bezeichnungen:

Absorptionskoeffizient für CO_2 in der Hydrophase . . . . . α
Invasionskoeffizient für CO_2 i
Evasionskoeffizient für CO_2 . . . . . ε
Diffusionsweg in der Hydrophase . . . . . λ
Effektiver Diffusionsquerschnitt in der Hydrophase pro Einheit Grenzfläche . μ
Konzentration der CO_2 in der Hydrophase gleich innerhalb der Grenzhaut . . γ
Diffusionskoeffizient für CO_2 in der Hydrophase . . . . . k

An einem beliebigen Punkt der Grenzfläche ist dann die tatsächliche Aufnahme von CO_2 durch die Grenzfläche pro Flächen- und Zeiteinheit $ci - \gamma\varepsilon$. Diese durch die Grenzfläche beförderte Menge soll im Dauerzustand der weiter durch gewöhnliche Hydrodiffusion beförderten gleich sein, also, wenn die Konzentration an den Chloroplasten gleich Null gesetzt wird,

$$ci - \gamma\varepsilon = \frac{\gamma}{\lambda} \cdot k\mu,$$

1) Es müßte β für kleine Konzentrationen größer sein. Man hätte also für kleine Konzentrationen größere Werte von i und ε zu erwarten. Tatsächlich scheint der Invasionskoeffizient sich in dieser Weise zu verhalten (vgl. unten die Versuche von Brown und Escombe).

woraus

$$\gamma = \frac{i}{\varepsilon + \frac{k\mu}{\lambda}} \cdot c \tag{10}$$

oder gemäß Gleichung (7)

$$\gamma = \frac{1}{\frac{1}{a} + \frac{k\mu}{i\lambda}} \cdot c = \frac{a}{1 + \frac{k\mu}{\varepsilon\lambda}} \cdot c. \tag{11}$$

Es wird also unter der Annahme, daß die CO_2-Konzentration an den Chloroplasten Null sei, γ einfach proportional c, und der oben benutzte Proportionalitätsfaktor h wird tatsächlich eine Konstante, definiert

$$h = a\varepsilon\left(1 - \frac{1}{1 + \frac{k\mu}{\varepsilon\lambda}}\right) = i\left(1 - \frac{1}{1 + \frac{ak\mu}{i\lambda}}\right)$$

Damit ist endlich alles in Ordnung für numerische Berechnungen. Zuerst sei das Ergebnis einer Berechnung mitgeteilt, die sich so nahe wie möglich an diejenigen von Schroeder anschließt; dies um eine Vorstellung zu geben von Richtung und Größe der Abweichungen, die sich durch die verschiedene Berechnungsweise allein ergeben. Wir nehmen also vorläufig mit Schroeder an, daß $\gamma = c$ ist. Die Berechtigung dieser Annahme werden wir später diskutieren. Wir haben nach Schroeder

$G = 6{,}1$ qcm	$\lambda = 0{,}000\,255$ cm
$g = 0{,}26$ qcm	$\mu = 5{,}7 : 6{,}4$
$L = 0{,}011$ cm	$S = 0{,}404$ qcm
$l = 0{,}008$ cm	$s = 0{,}058$ qcm

Weiter setzen wir wie Schroeder $K = 0{,}16$ qcm/Sek. und $k = 0{,}0000159$ qcm/Sek. Man bekommt dann folgende Konzentrationsverteilung. Zum leichteren Vergleich sind Schroeders entsprechende Zahlen mit angeführt.

	Schroeders Werte		Differentiell, sonst = Schroeder	
	CO_2-Konzentration in % von c_u	Diff.	CO_2-Konzentration in % von c_u	Diff.
Am unteren Ende der Palisaden . . .	97	3	94,78	5,22
An der Mitte der Palisadenschicht . .	89	8	85,47	9,31
Unter der oberen Epidermis	81	8	82,45	3,02

Der CO_2-Transport bei $c_u = 0{,}0003$ berechnet sich aus meinen Werten zu 0,000092 ccm von 15° pro Sek. und qcm Blattfläche, das macht pro Stunde und qdm etwa 62 mg anstatt Schroeders 38 mg.

Der Unterschied in den Ergebnissen liegt wesentlich darin, daß Schroeder mit einer unter den gemachten Voraussetzungen unmöglichen Konzentrationsverteilung gerechnet und dann den im Verhältnis zu niedrigen Wert für das Gefälle im Schwammparenchym zur Berechnung des Transports benutzt hat.

Man findet, daß der nach Schroeders Voraussetzungen richtig berechnete Wert des maximalen CO_2-Transports beträchtlich höher als der seinige ist und etwa 70% oberhalb der höchsten beobachteten Assimilationswerte (Nymphaea) liegt.

Im folgenden werde ich mit einem etwas höheren Wert des Diffusionskoeffizienten in Luft rechnen als Schroeder, nämlich 0,2 statt 0,16, weil mir ersterer Wert bei 15° wahrscheinlicher erscheint, da es sich ja um die Diffusion von CO_2 gegen O_2 durch N_2 hindurch handelt (vgl. Romell 1922, S. 320 und 336 und die dort angeführte Literatur). Dies ändert zwar nur wenig, wie das folgende Ergebnis einer nochmaligen Durchführung der eben gemachten Berechnung mit $K = 0{,}2$ (und $k = 0{,}000016$, wie auch im folgenden) zeigt:

	CO_2-Konzentration in % von c_u	Differenz
Am unteren Ende der Palisaden	95,69	4,31
An der Mitte der Palisadenschicht	87,97	7,72
Unter der oberen Epidermis	85,45	2,52

Der Transport von CO_2 bei $c_u = 0{,}0003$ wird 64 statt 62 mg pro qdm und Stunde.

Zum Vergleich mit diesen Werten sei nunmehr die Berechnung durchgeführt unter Benutzung der Invasions- und Evasionskoeffizienten für reines Wasser bei etwa 15° (wo $\alpha = 1$) nach Bohr, also $i = \varepsilon = 0{,}136 : 60 = 0{,}002267$. Man erhält:

		CO_2-Konzentration in % von c_u	Differenz	
			Luft	Luft/Hydrophase
Am unteren Ende der Palisaden	Luft . . .	99,81	0,19	95,92
	Zellenfläche .	3,89		
An der Mitte der Palisadenschicht	Luft . . .	99,47	0,34	95,59
	Zellenfläche .	3,88		
Unter der oberen Epidermis	Luft . . .	99,36	0,11	95,49
	Zellenfläche .	3,87		

Wenn man annimmt, daß die Absorptionsverhältnisse für CO_2 aus der Luft in den Wänden der assimilierenden Zellen dieselben sind wie in reinem Wasser und diese als durch Bohrs Versuche richtig bestimmt ansieht, so kommt man also zu einem Ergebnis, das wohl überraschend genannt werden kann. Der ganz überwiegende Teil (95,5—95,9 %) des Konzentrationsabfalls würde an der Grenzfläche selbst liegen. Neben dem Widerstand an der Grenzfläche würden also die Widerstände nicht nur in der Luft (0,6 % Gesamtabfall), sondern auch in der eigentlichen Hydrophase (3,9 % Abfall) fast verschwinden. Der Gesamtwiderstand würde so hoch sein, daß der maximale CO_2-Transport bei $c_u = 0{,}0003$ nur 2,79 mg pro qdm und Stunde ausmachen könnte. Wenn der frühere Wert von 64 mg für das Efeublatt auch als Maximalwert bei 15° hoch erscheint, so befremdet der soeben gefundene durch seine Kleinheit (vgl. die Zusammenstellungen empirischer Assimilationswerte bei Boysen-Jensen 1918, S. 241 und bei Lundegårdh 1924, S. 61).

Es liegt nahe, dies darauf zurückzuführen, daß in Wirklichkeit die Löslichkeit der CO_2 in der Hydrophase sehr viel größer ist als in reinem Wasser. In der Tat muß jene im Blatt nach Willstätter und Stolls bekannten Untersuchungen (1918, S. 180) bei normalem CO_2-Gehalt der Luft bis über zwölfmal den normalen Wert betragen. Sehen wir zu, wieviel das an der Berechnung ändern kann.

Jetzt ergibt sich wieder eine Schwierigkeit. Eine zwölfmal größere Löslichkeit könnte auf sehr verschiedene Weise zustande gekommen sein. Es könnten dabei die wahren Invasions- und Evasionskoeffizienten erhöht, erniedrigt oder unverändert, nur muß der Quotient der scheinbaren[1]) Werte von i und $\varepsilon = 12$ sein. Von Bohrs Theorie aus scheint die nächstliegende einfache Annahme die zu sein, daß i unverändert, aber ε infolge partieller Bindung der CO_2 scheinbar zwölfmal erniedrigt ist. Um eine Vorstellung davon zu erhalten, wie dies einwirken kann, wollen wir die Berechnung mit unverändertem Invasionskoeffizienten und einem echten Absorptionskoeffizienten $\alpha = 12$ durchführen. Man bekommt unter diesen Annahmen:

(Siehe Tabelle S. 136 oben.)

Das Ergebnis wird also durch die Annahme eines Absorptionskoeffizienten von 12 statt 1, bei unverändertem Invasionskoeffizienten, nur sehr wenig geändert. Der maximale Transport von CO_2 bei $c_u =$

1) D. h. wenn unter CO_2-Konzentration in der Flüssigkeit der Gesamtgehalt an gelöster CO_2, gleichgültig in welcher Form, verstanden wird. Selbstverständlich wird der „scheinbare Evasionskoeffizient“ keine Konstante sein. Vgl. die Bemerkung am Ende dieses Abschnittes.

		CO_2-Konzentration in % von c_u	Differenz	
			Luft	Luft/Hydrophase
			0,195	
Am unteren Ende der Palisaden	Luft . . .	99,805		95,775
	Zellenfläche .	4,03		
			0,355	
An der Mitte der Palisaden	Luft . . .	99,45		95,43
	Zellenfläche .	4,02		
			0,12	
Unter der oberen Epidermis	Luft . . .	99,33		95,31
	Zellenfläche .	4,02		

0,0003 wird 2,89 mg statt 2,79 mg pro qdm und Stunde. Nebenbei sei die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß die Einführung des Absorptionskoeffizienten in die Rechnung in der Weise, wie wir es getan haben, die Annahme einschließt, daß alle in den Zellen gelöste CO_2 mit derselben Geschwindigkeit diffundiert wie freie CO_2. In Wirklichkeit wird die gebundene CO_2 wohl langsamer diffundieren, da z. B. die Salze langsamer diffundieren als die freie Säure. Für das Ergebnis der Rechnung macht das im vorliegenden Fall sehr wenig aus, da der überwiegende Teil des Widerstandes an der Grenzfläche, nicht in der eigentlichen Hydrophase liegt.

Sogar wenn man bei unverändertem Invasionskoeffizienten den Absorptionskoeffizienten unendlich groß annimmt, so ändert dies an dem Ergebnis sehr wenig. Man bekommt folgende Werte:

		CO_2-Konzentration in % von c_u	Differenz	
			Luft	Luft/Hydrophase
			0,195	
Am unteren Ende der Palisaden	Luft . . .	99,805		95,765
	Zellenfläche .	4,04		
			0,355	
An der Mitte der Palisaden	Luft . . .	99,45		95,42
	Zellenfläche .	4,03		
			0,12	
Unter der oberen Epidermis	Luft . . .	99,33		95,30
	Zellenfläche .	4,03		

Der maximale Transport von CO_2 bei $c_u = 0{,}0003$ wird 2,90 mg pro qdm und Stunde. Ein Unterschied gegenüber der vorigen Rechnung ist, wie man findet, fast gar nicht vorhanden.

Wenn man den Widerstand in der Grenzfläche als von einem Diffusionswiderstand in der Grenzhaut verursacht ansieht, so scheint

umgekehrt die Annahme naheliegend, daß der Invasionskoeffizient infolge der höheren Löslichkeit mehr oder weniger erhöht sei (vgl. oben S. 132). Wenn man i zwölfmal erhöht $= 0{,}0272$ annimmt und $\alpha = 12$ setzt, so bekommt man:

	CO_2-Konzentration in % von c_u	Differenz	
		Luft	Luft/Hydrophase
Am unteren Ende der Palisaden { Luft . . .	97,86	2,14	52,08
Am unteren Ende der Palisaden { Zellenfläche .	45,78		
An der Mitte der Palisaden { Luft . . .	93,99	3,87	50,02
An der Mitte der Palisaden { Zellenfläche .	43,97		
Unter der oberen Epidermis { Luft . . .	92,72	0,60	49,35
Unter der oberen Epidermis { Zellenfläche .	43,37		

Diesmal ist, wie man sieht, der Unterschied gegenüber der vorigen Rechnung sehr bedeutend. Der Widerstand an der Grenzfläche ist nur unbedeutend höher als derjenige in der Hydrophase. Dabei ist dieser gemäß dem oben Gesagten (weil wir mit demselben k wie für freie CO_2 für den gesamten CO_2-Gehalt der Hydrophase gerechnet haben) durch die Rechnung noch um etwas zu niedrig veranschlagt. Der maximale Transport von CO_2 bei $c_u = 0{,}0003$ wird jetzt 32 mg pro qdm und Stunde, ein Wert, der nicht weit unter dem Schroederschen liegt, aber unter tatsächlich beobachteten Assimilationswerten wiederzufinden ist.

Um eine Berechnung über die Bedingungen der CO_2-Versorgung im Blatt durchzuführen, die auch nur die Größenordnung der in Frage kommenden Widerstände — absolut oder relativ — richtig angibt, muß man folglich wissen, mit welchem Invasionskoeffizienten man im Blatt rechnen darf. Die Anhaltspunkte zur Schätzung der wahrscheinlichen Größe des Invasionskoeffizienten sind aber zurzeit recht kärglich. Exakte, direkt auf die Frage hin gerichtete Untersuchungen sind meines Wissens nicht einmal für die Invasion von CO_2 in Wasser aus gewöhnlicher Luft gemacht worden. Nach den oben gewonnenen Zahlen scheint man fordern zu müssen, daß der Wert der Invasionskonstante im Blatt bedeutend größer sei, als ihn Bohr gefunden hat. Es könnte dies daran liegen, daß Bohr mit reiner CO_2 in der Gasphase oder gesättigter CO_2-Lösung gearbeitet hat, nicht aber mit Konzentrationen, die dem Normalgehalt der Luft entsprechen. Es könnte aber auch die betreffende Konstante für die Zellwand einen ganz anderen Wert haben

wie für reines Wasser. Tatsächlich ist der Invasionskoeffizient unter Umständen von der Natur der Flüssigkeit in hohem Grad abhängig. In Alkohol ist er nach Bohr (S. 522) 18 mal größer als in Wasser. Auch variiert der Invasionskoeffizient nach Bohrs Zahlen weit mehr als der Evasionskoeffizient mit dem Salzgehalt des Wassers. Für eine etwa 20%ige Kochsalzlösung fand ihn Bohr gegen dreimal geringer als für reines Wasser. Man könnte umgekehrt erwarten, daß er in Lösungen mit höherer Lösungsfähigkeit als der des Wassers bedeutend höher sein müßte. Es scheint in der Tat schon aus dem vorliegenden spärlichen Versuchsmaterial hervorzugehen, daß dies der Fall ist. Brown und Escombe (1909) haben die Geschwindigkeit der Aufnahme von CO_2 aus der Luft in Lösungen von Natriumhydroxyd untersucht. Die Ergebnisse bestätigen diejenigen Bohrs insofern, als die Aufnahmegeschwindigkeit ziemlich nahe proportional der Konzentration von CO_2 in der Luft war (jedoch mit einer deutlichen systematischen Abweichung, indem die Aufnahme bei kleineren Konzentrationen ein wenig zu schnell erfolgt) und auch insofern, als kräftige Bewegung der Luft wie der Flüssigkeit die Aufnahmegeschwindigkeit nicht über eine gewisse Grenze hinaus steigerte, sofern nicht dadurch die aufnehmende Fläche vergrößert wurde. Bei Verwendung von verschieden starken NaOH-Lösungen zeigte es sich, daß die Aufnahmegeschwindigkeit bis zu zwei-molaren Lösungen hinauf stieg, um dann wieder zu fallen. Am meisten interessieren aber hier die absoluten Zahlen der Aufnahmegeschwindigkeit. Die folgenden Daten seien aus der Arbeit Brown und Escombes (Tab. 31, S. 287) wiedergegeben:

Konzentration der NaOH-Lösung	Temperatur °C	Pro qcm Fläche stündlich aufgenommene CO_2-Menge in ccm von 0° C
¼—n	13,7	0,117
½—n	14,8	0,145
2—n	12,4	0,171
2—n	15,6	0,170
3—n	14,3	0,137

Die Werte sind für den tatsächlichen CO_2-Gehalt des Luftstromes auf einen Normalgehalt von 0,03 Vol.-% korrigiert. Der Luftstrom war in allen Fällen so kräftig, daß maximale Aufnahmegeschwindigkeit zu erwarten war. Aus den Zahlen kann ein Mindestwert des Invasionskoeffizienten berechnet werden, nämlich unter der Voraussetzung, daß gar keine Evasion aus der Lösung stattgefunden hat. Die Berück-

sichtigung der Evasion würde den Wert des Invasionskoeffizienten selbstverständlich noch erhöhen. Aus der für die 2-n-Lösung angegebenen Aufnahmegeschwindigkeit berechnet sich ein Mindestwert des i von 0,158, das ist ein etwa 70 mal größerer Wert als derjenige Bohrs für die entsprechende Temperatur.

Ein noch höherer Wert des Invasionskoeffizienten würde sich aus der Angabe Gradmanns (1923, S. 470) ergeben, daß der Oberflächenwiderstand für die Aufnahme der CO_2 aus gewöhnlicher Luft in 7,7% Kalilauge dem Widerstand einer nur 0,46 cm langen Diffusionsstrecke in Luft gleich sei. Selbst habe ich in Zusammenhang mit einer ganz anderen Untersuchung einen Mindestwert des Invasionskoeffizienten in 1/100-n Barytlösung bei 14—18° berechnet, der andererseits den Bohrschen Werten sehr viel näher liegt: $i = 0{,}013$ (vgl. Romell 1926 b).

Es scheint jedenfalls, daß der Invasionskoeffizient in wässerigen Lösungen stark mit deren Lösungsfähigkeit für CO_2 variiert, und zwar in derselben Richtung. Wieviel er aber im Blatt Wasser gegenüber vergrößert ist, ist zurzeit gar nicht zu sagen, und somit fehlt eins der wichtigsten Daten zur Durchführung einer auch nur annähernden Berechnung über die — relative oder absolute — Größe der Widerstände im Blatt für den CO_2-Transport. Die bestehende Lücke kann nur durch weitere Experimentaluntersuchungen gefüllt werden. Eine Untersuchung über die Aufnahmegeschwindigkeit von CO_2 aus Luft durch eine gequollene Kolloidmembran wäre übrigens sehr geeignet, die Natur des Übergangswiderstandes an der Grenzfläche aufzuklären. Der Diffusionswiderstand in der reinen Hydrophase könnte mit Hilfe paralleler Versuchsserien mit verschiedener Dicke der Membran aus der Rechnung eliminiert werden.

Bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse ist letzten Endes auch die Möglichkeit der Annahme Schroeders, daß kein Konzentrationssprung an der Grenzfläche besteht, nicht zu verneinen. Die Bedingung für $c = \gamma$ (wie vorher unter der Voraussetzung, daß die Konzentration an den Chloroplasten Null sei) lautet, wie aus (10) und (11) ersichtlich:

$$i - \varepsilon = \frac{k\mu}{\lambda},$$

also

$$i = \frac{k\mu}{\lambda\left(1 - \frac{1}{\alpha}\right)}$$

und

$$\varepsilon = \frac{k\mu}{\lambda(\alpha - 1)}$$

Dabei muß α immer $\geqq 1$ sein.

Wenn $\alpha = \infty$ würde also ein Wert des Invasionskoeffizienten von $k\mu : \gamma$, d. h. für das Efeublatt nach Schroeders Messungen 0,056, genügen; bei $\alpha = 12$ müßte $i = 0{,}061$, bei $\alpha = 1$ aber $i = \infty$ sein, um genannte Annahme zu rechtfertigen.

Das alles gilt eigentlich nur, wenn alle CO_2 als solche laut Henrys Gesetz gelöst wird. Die Formeln können aber für jeden einzelnen Punkt auch so benutzt werden, daß α die Löslichkeit der CO_2 bedeutet, wie sie z. B. in Willstätter-Stolls Versuchen bestimmt wurde. Nur muß man sich erinnern, daß α dann keine Konstante ist und an verschiedenen Punkten im Blatt verschiedene Werte annimmt, und weiter daß k einen anderen Wert haben kann als der für die Diffusion der CO_2 in Wasser geltende.

II. Luftblatt in Wasser.

Daß untergetauchte Luftblätter in stillstehendem Wasser von normalem Kohlensäuregehalt schlecht assimilieren müssen, ist schon aus der geringen Größe des Diffusionskoeffizienten für CO_2 in Wasser vorauszusehen. Ganz anders in strömendem oder überhaupt hinreichend bewegtem Wasser, das mit gewöhnlicher Luft in Gleichgewicht ist. Hier müßte, wenn Schroeders Annahme vom Gleichgewicht der Konzentrationen an der Grenzfläche richtig wäre, bei gleicher Belichtung genau dieselbe Assimilationsgeschwindigkeit zu erwarten sein wie in Luft, denn die Konzentration der Luft gleich außerhalb der Spaltöffnungen würde die gleiche bleiben. In Wirklichkeit muß aber offenbar die Konzentration sich soviel niedriger halten, daß die Abgabe durch die in Frage kommende Fläche dem weiteren Transport durch Diffusion in das Blatt hinein gleich ist. Um die dadurch hervorgerufene Herabsetzung des maximalen CO_2-Transports, d. h., wie in Abschnitt I des Transports, wenn an allen Chloroplasten die Konzentration der CO_2 Null ist, zu berechnen, setzen wir das durch die Widerstände im Blatt bestimmte Verhältnis (vgl. oben Abschnitt I) $c_o : c_u = \nu$, die Evasionsfläche pro qcm Blattfläche gleich σ und nennen die Konzentration von CO_2 in der Luft, mit der das Wasser in Gleichgewicht ist, c_e und die CO_2-Konzentration im Wasser c_v. Es muß dann sein

$$c_v \varepsilon \sigma - c_u i \sigma = (c_u - c_u \nu) \cdot \frac{KS}{L}.$$

Nach Gleichung (7) ist aber $\varepsilon = \frac{i}{\alpha}$. Nach Einsetzen dieses Wertes statt ε ergibt sich

$$c_u = \frac{1}{1 + \frac{(1-\nu) \cdot KS}{iL\sigma}} \cdot \frac{c_v}{\alpha}.$$

Es ist aber $c_v : \alpha = c_e$. Für das emerse Blatt dagegen kann $c_u = c_e$ gesetzt werden. Es wird also das Verhältnis

$$\frac{\text{Max. Assimilation in Wasser}}{\text{Max. Assimilation in Luft}} = \frac{1}{1 + \frac{(1-\nu) \cdot KS}{iL\sigma}}$$

Dies Verhältnis kann offenbar bei finiten Werten der Konstanten niemals 1 werden, und die Assimilationstätigkeit eines Luftblattes unter Wasser, das mit der Luft in Gleichgewicht steht, muß also immer herabgesetzt sein, auch wenn das Wasser genügend bewegt ist, so daß die Diffusion im Wasser keine Rolle spielt.

Von größerem Interesse als diese qualitative Feststellung wäre eine quantitative Aussage über die kleinste zu erwartende Hemmung in Wasser. Dazu ist aber wieder die Kenntnis der Invasionsgeschwindigkeit vonnöten, diese ist jedoch, wie oben hervorgehoben, auch nicht annähernd anzugeben. Wenn man die Annahme macht, daß die Invasionsgeschwindigkeit in natürliches Wasser dieselbe ist wie in die Zellwände im Blatt und unter dieser Voraussetzung an den obigen Beispielen mit mäßigen Invasionskoeffizienten weiter rechnet, findet man, daß, wenn die ganze Blattfläche für den Gasaustausch zur Verfügung steht, die Höchstleistung in Wasser etwa 14—15 % von derjenigen in Luft ausmacht. Ist die Invasion in die Blattzellen relativ schneller, wird selbstverständlich die Herabsetzung in dem wässerigen Milieu noch größer.

Wenn man ein Efeublatt in Wasser taucht, wird aber auch die untere Blattfläche in der Hauptsache benetzt. Es bleiben nur die Spaltöffnungen selbst von einer Luftschicht überzogen. Die für den Gasaustausch zur Verfügung stehende Fläche kann auf etwa $^1/_5$ der Blattfläche geschätzt werden. An Stelle von etwa 14 % erhält man dann in denselben Beispielen etwa 3 %.

Obwohl alle Berechnungen wegen des Mangels an einigermaßen sicheren oder nur wahrscheinlichen Daten für die tatsächliche Invasionsgeschwindigkeit recht fließend sind, kann ich nicht umhin, auf den wahrscheinlich nicht unbeträchtlichen Vorteil hinzuweisen, den die mit einer

wasserabstoßenden Filzhaarschicht auf der Unterseite versehenen Luftblätter, wenn untergetaucht, von dem hier abgehandelten Gesichtspunkt den gewöhnlichen gegenüber haben müssen. Solche Blätter kommen, wie Kerner (1887, S. 269, 1896, S. 276) hervorgehoben hat, besonders häufig „an den Ufern der Gewässer" vor, also an Stellen, wo sie u. a. einer zeitweiligen Überflutung von bewegtem Wasser ausgesetzt sind. Solche Blätter müssen dabei nicht nur gegenüber gewöhnlichen, sondern auch gegenüber den durch einen dünnen Wachsüberzug vor Benetzung gut geschützten Luftblättern im Vorteil sein. Einmal steht die ganze Blattfläche dem Gasaustausch Wasser/Luft zur Verfügung, dann ist ein weiter Diffusionsweg in Luft von allen Punkten dieser Fläche zu den Spaltöffnungen hin gesichert. Letzteres ist bei den mit einem einfachen dünnen Wachsüberzug versehenen Blättern nicht der Fall. Von demselben Gesichtspunkt aus könnte man auch die eigentümlichen Warzenbildungen der nicht benetzbaren Blätter von Riedgräsern usw., vielleicht auch die verschwenderisch anmutenden, dicken, mehligen Wachsbeläge der Blattunterseite bei Primula farinosa u. dgl. betrachten. Mir scheint, daß dies eine viel bessere „Erklärung" aller dieser Eigentümlichkeiten geben würde, als die Annahme, sie hätten als einzige „Funktion" das Verhüten einer kapillaren Verstopfung der Spaltöffnungen. Dazu genügen vollauf viel einfachere und allgemeiner vorkommende Einrichtungen.

Es sei in diesem Zusammenhang die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß die Benetzung eines Luftblattes durch die allerdünnste zusammenhängende Wasserschicht ein bedeutend größeres Hindernis für den Gasaustausch darstellen muß als eine Überflutung mit Wasser von normalem Kohlensäuregehalt. Im ersten Fall muß die CO_2 von der äußeren atmosphärischen Luft zuerst in die benetzende Wasserschicht aufgenommen, dann durch Diffusion zur anderen Seite befördert und zuletzt wieder an Luft abgegeben werden. Auch wenn die Wasserschicht so dünn ist, daß der Diffusionswiderstand in der eigentlichen Flüssigkeit keine Rolle spielt, bleiben doch die beiden Übergangswiderstände an den Grenzflächen. In bewegtem Wasser, wo ebenfalls der Diffusionswiderstand versäumt werden kann, hat der CO_2-Strom vom äußeren Medium in das Blatt hinein nur einen der genannten Übergangswiderstände zu überwinden.

III. Wasserblatt in Wasser.

Die typischen Wasserblätter haben bekanntlich einen von den Luftblättern sehr abweichenden Bau, worüber viel geschrieben worden

ist. Das durchgehend Typische für das ausgeprägte Wasserblatt ist weder die äußere Form, die sehr wechselnd sein kann, noch die voluminösen Luftgänge, die bei vielen unter ihnen vorkommen. Diese sind, wie Goebel (1893, S. 253) hervorhebt, besonders ausgeprägt, wo die Blätter langgestreckt, der Stamm aber kurz ist. Bei Pflanzen mit verlängerten Stamm sind die Blätter gewöhnlich flach (Goebel, a. a. O.) und Luftgänge können im Blattgewebe fast ganz fehlen, wie in großen Teilen der Blätter von Potamogeton-Arten. Dagegen ist bei solchen Pflanzen der Stamm reichlich mit Luftgängen versehen. Die Ausbildung der Luftgänge wird ja auch, sicherlich mit Recht, nach Goebel als im Dienste der Atmung, nicht der Assimilation stehend betrachtet, was natürlich nicht ausschließt, daß in den Blättern auch von unten durch die Luftgänge hinaufdiffundierende CO_2 (wohl überwiegend die eigene Atmungskohlensäure der Pflanze) assimiliert wird.

Durchgehend charakteristisch für die typischen Wasserblätter ist dagegen die oberflächliche Verlegung des Assimilationsgewebes. Oft ist bekanntlich fast die gesamte Menge der Chloroplasten in der bei gewöhnlichen Luftblättern fast gänzlich des Chlorophylls entbehrenden Epidermis gesammelt. In welcher Lage sind nun diese oberflächlichen assimilierenden Zellen mit Rücksicht auf die CO_2-Zufuhr? Nathanson (1910, S. 167) äußert darüber, nachdem er gezeigt hat, daß für die Assimilationsintensität die CO_2-Tension, nicht der Gehalt an Kohlensäure in beliebiger Form, maßgebend ist: „es ist also die Menge freier Kohlensäure, die in den Membranen der Algen gelöst ist, genau dieselbe wie die, die sich in den Membranen der Landpflanzen findet: in beiden Fällen entspricht sie der Kohlensäuretension der Atmosphäre". Eine von Wasser in Gleichgewicht mit der Atmosphäre umspülte Zelle wäre deshalb in genau derselben Lage, wie wenn sie sich in der Luft befände[1]).

Das ist wieder ein Irrtum, beruhend auf einem Vermischen von Statischem und Dynamischem. Im Gleichgewichtszustand muß es so sein, wie Nathanson meint; wenn die Zelle assimiliert, kann jedoch, wie oben ausgeführt, nie Gleichgewicht bestehen. Die für eine gewisse Transportleistung nötige Abweichung vom Gleichgewicht wird nun nach obigem wahrscheinlich in Wasser und in Luft verschieden. In letzterem Fall ist ein Phasenwechsel an der Oberfläche vorhanden, in Wasser grenzt die Hydrophase der gequollenen Zellmembran an die Hydrophase des umgebenden Wassers. Es ist daher anzunehmen, daß in Luft,

1) Dasselbe Raisonnement findet man z. B. bei Lundegårdh (1924, S. 112) wieder.

außer dem in beiden Fällen vorhandenen Diffusionswiderstand in der Hydrophase der Zelle, ein in Wasser fehlender Invasionswiderstand besteht, zu dessen Überwindung ein gewisses Gefälle nötig ist. Die Konzentration gleich innerhalb der an die Luft grenzenden Oberflächenschicht der Zellmembran muß entsprechend erniedrigt sein.

Die an strömendes Wasser in Gleichgewicht mit der Luft grenzende Zelle wird also wahrscheinlich im Vorteil sein gegenüber der an Luft grenzenden. Tatsächlich begegnet man bei vielen Wassergewächsen Blattformen (und Formen anderweitiger Assimilatoren), die gar nicht auf die Notwendigkeit einer übergroßen Oberflächenvergrößerung hindeuten (Bandblätter, Laminaria-Typus der Algen, Pfriemenblattypus usw.).

Andererseits kann der genannte Vorteil nur in hinreichend bewegtem Wasser zur Geltung kommen. Sobald das Wasser stagniert, kommt der außerordentlich hohe Diffusionswiderstand im Wasser als die CO_2-Versorgung gewaltig erschwerendes Moment in Betracht, so daß leicht die Wasserpflanzen den Landpflanzen gegenüber bedeutend in Nachteil werden kommen können. In kleinen Tümpeln u. dgl. ist denn auch der rechte Platz für Wasserpflanzen mit untergetauchten Kiemenblättern und der Luft angepaßten Schwimm- und emersen Blättern.

Bis zu einem gewissen Grad muß jedoch der relativ sehr hohe Diffusionswiderstand durch die Gegenwart der großen Mengen halbgebundener Kohlensäure in den natürlichen Gewässern aufgewogen sein. Nach einer oben zitierten Aussprache Noacks sollte gar in einem „gepufferten Karbonatsystem" infolge einer „diffusen Momentanmobilisierung" von Kohlensäure der Transport „unmittelbar", das muß wohl heißen zeitlos, erfolgen können. Wenn das richtig wäre, würden die Wasserpflanzen den Landpflanzen gegenüber stets weitaus im Vorteil sein, denn in den natürlichen Gewässern liegen eben immer „gepufferte Karbonatsysteme" vor.

Als näher zu analysierendes Beispiel wollen wir das Meerwasser nehmen. Der gewöhnlich darin vorkommende Kohlensäuregehalt ist rund 150 mal so groß wie derjenige eines gleichen Volumens Luft[1]). Dies ist die Gesamtmenge. Davon ist der kleinste Teil als freie CO_2 vorhanden, der Rest ist teils als Karbonat, teils als Bikarbonat gebunden.

1) Kalkarme Süßwässer enthalten bedeutend weniger, so z. B. die norrländischen Flüsse Ljusnan und Indalsälven nach den Analysen Hofmann-Bangs rund 30 mal so viel wie die Luft. Die kalkhaltigere Fyriså im mittleren Schweden führt andererseits im Frühlingswasser rund 130 mal so viel wie die Luft, nähert sich also schon dem Meerwasser.

Krogh (1904) hat den Zusammenhang zwischen CO_2-Tension und Gehalt an freier und in verschiedener Form gebundener CO_2 bei 15° in einem natürlichen Meerwasser untersucht[1]). Seine Werte bis hinauf zur höchsten uns zunächst interessierenden Tension 0,000295, dem Normalgehalt der Luft an CO_2 entsprechend, seien hier angeführt, teils in der von Krogh gegebenen Form, teils umgerechnet in Vielfachen der genannten Normaltension der Luft und des entsprechenden Gehalts an CO_2 pro Volum Luft von 15°.

	Tension in $^1/_{1000}$ Atmosphären, CO_2-Gehalt in ccm von 0° und Atmosphärendruck pro Liter.				Tension und CO_2-Gehalte pro Volum in Vielfachen des Normalgehalts ($2{,}95 \cdot 10^{-4}$) der Luft bis 15°.			
CO_2-Tension . .	0,7	1,15	1,5	2 95	0,24	0,39	0,51	1,0
Gesamt-CO_2 . .	33,45	36,69	37,79	40,98	119,62	131,21	135,14	146,55
Davon frei . . .	0,0595	0,0975	0,1275	0,2505	0,213	0,349	0,456	0,896
Diff. = gebund.	33,39	36,59	37,66	40,73	119,41	130,85	134,68	145,65
Dav. entspricht der „Alkalinität" d. Wassers	22,72	22,72	22,72	22,72	81,25	81,25	81,25	81,25
Diff. = überschüssige gebundene CO_2	10,67	13,87	14,94	18,01	38,16	49,60	53,43	64,41

Die „Alkalinität" ist diejenige Menge CO_2, die nötig ist, um die Basenmengen, die nicht an andre Säuren (HCl, H_2SO_4) gebunden sind, zu einfachem Karbonat abzusättigen, sie ist also eine konstante Größe. Krogh vergleicht die gefundenen Werte von überschüssiger CO_2 mit einer theoretisch abgeleiteten Formel und findet innerhalb des Bereiches der Untersuchungen gute Übereinstimmung. Der Zusammenhang (bei gleichbleibender Temperatur) zwischen Tension, d. h. Kohlensäuregehalt c_e der Luft, mit der das Wasser bei Atmosphärendruck in Gleichgewicht ist, und überschüssiger gebundener CO_2 c_β würde nach Krogh folgendermaßen zu schreiben sein:

$$c_\beta = \frac{A}{\frac{C}{\alpha c_e} + 1},$$

wo A die Alkalinität bedeutet, C eine Konstante ist und α den rein physikalischen Absorptionskoeffizienten (laut Henrys Gesetz) der CO_2 darstellt. Die Formel fordert, daß bei der Tension 0 die gesamte überschüssige CO_2 eben verschwindet. Die der Alkalinität entsprechende

1) Hier wie öfters im folgenden wird der Kürze wegen auch gebundene Kohlensäure als CO_2 bezeichnet.

CO_2-Menge soll zurück bleiben, als einfaches Karbonat gebunden. Diesen Vorstellungen entspricht die alte Benennung „halbgebundene" CO_2 für c_β. Eben diese Menge sollte zugleich mit der freien CO_2 durch Auskochen, Evakuieren u. dgl. zu entfernen sein; nur die Bikarbonate sollten in Lösung eine CO_2-Tension besitzen.

Diese Vorstellungen, denen die Darstellung auch in modernen Lehrbüchern der Pflanzenphysiologie entspricht (vgl. Benecke, S. 201 u. 202, Kostytschew 1926, S. 142), sind aber nicht richtig, wie längst von physikalisch-chemischer Seite dargelegt worden ist (Johnston 1915, Johnston und Williamson 1916, vgl. auch Bjerrum und Gjaldbæk 1919). Sie können daher unter Umständen zu ganz verkehrten Schlüssen führen[1]).

Trotzdem werden wir in der Folge für das Gebiet oberhalb der genannten niedrigen CO_2-Tension die Formel Kroghs für eine grobe Berechnung über die Bedingungen des CO_2-Transports durch Meerwasser benutzen, und zwar aus folgenden Gründen. Zunächst kann die Berechnung ohnehin nur den Charakter einer Schätzung bekommen. Dann sind die für dem Meerwasser entsprechende Mischungen aus Kalzium- und Magnesium-Karbonat und -Bikarbonat theoretisch abgeleiteten oder abzuleitenden Ziffern direkt vielleicht noch weniger auf die Verhältnisse bei der Assimilation einer Wasserpflanze in Meerwasser

1) Auf einem solchen Fehlschluß beruht der Gegensatz, den man darin hat sehen wollen (vgl. Benecke, S. 202; Lundegårdh, S. 112), daß einerseits die Assimilationsintensität der Wasserpflanzen der CO_2-Tension des umgebenden Wassers folgt, andererseits unter Umständen die assimilierenden Pflanzen das Wasser an CO_2 über den Punkt hinaus ausarmen können, der einer Lösung von einfachem Karbonat entspricht. In der Tat enthält, wie neuerdings Dahm (1926, S. 346) richtig bemerkt, auch eine Lösung mit ebensovielen OH'- als HCO_3'-Ionen, d. h. eine Lösung von einfachem Karbonat, unter anderem freie CO_2. Sie hat daher eine gewisse CO_2-Tension und ist nur bei dieser Tension, nicht aber bei der Tension 0 beständig. Beständig bei der Tension 0 sind nur ganz karbonatfreie Lösungen, in denen statt der Ionen HCO_3' und CO_3'' lauter Ionen OH' vorkommen. Die CO_2-Tension einer gesättigten Lösung von $CaCO_3$ ist bei gewöhnlicher Temperatur zu etwa $3{,}7 \cdot 10^{-7}$ Atmosphären, d. h. etwas über $^1/_{1000}$ der normalen CO_2-Tension in der Atmosphäre berechnet worden (Johnston und Williamson, S. 979). Daß Wasserpflanzen in gewissen Versuchen auch einen Teil der Kohlensäure der neutralen Karbonate aufgenommen haben, beweist also nur, daß die Assimilation dieser Pflanzen die CO_2-Tension in ihren Zellen auf derart kleine Beträge herabsetzen kann. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß nicht auch eine Aufnahme von CO_3''-Ionen, wie Dahm will („Das Karbonation muß einseitig aufgenommen . . .", S. 345) oder ein Ionenaustausch, wie Mevius vorschlägt, stattfinden kann, die von Dahm und seinen Vorgängern beobachteten Erscheinungen sind aber auch ohne diese Annahmen verständlich.

zu übertragen. So z. B. hat man vielleicht einerseits bei rapider Assimilation in natürlichen Gewässern mit einer mehr oder weniger starken Übersättigung von $CaCO_3$ zu rechnen. Andrerseits kommt wahrscheinlich das Gebiet auf der alkalischen Seite des dem einfachen Karbonat entsprechenden Punktes bei weitem nicht in der Ausdehnung in Betracht, wie man theoretisch erwarten könnte. Theoretisch ist es möglich, Bikarbonat-Karbonatlösungen ihres gesamten CO_2-Gehaltes zu berauben, indem man einfach immerfort die freie CO_2 wegnimmt. Wenn es sich um stärker kalziumhaltige Lösungen handelt, wie Meerwasser, fällt dann zunächst $CaCO_3$ aus, wird aber bei noch kleinerer CO_2-Tension wieder aufgelöst, und endlich bleibt eine Lösung zurück, die statt der Ionen der CO_2 nur Ionen OH' enthält. Diese letzte Phase der CO_2-Entleerung muß aber zunächst langsam erfolgen, ferner kommt sie für die Pflanzen nur in beschränktem Umfang in Betracht, schon weil diese nicht eine beliebige OH'-Ionenkonzentration vertragen (vgl. Dahm 1926), endlich wird das $CaCO_3$ teilweise zu Boden sinken und so zunächst verloren gehen.

Bevor wir zu den quantitativen Schätzungen schreiten, wollen wir aber durch eine vollständigere, wenn auch nur qualitative Betrachtung zu zeigen versuchen, daß das Problem angenähert von Kroghs Annahmen aus behandelt werden kann, wenn von dem Gebiet auf der alkalischen Seite des Neutralkarbonatpunktes abgesehen wird. Wir denken uns, daß an zwei um einen gewissen Abstand entfernten Orten in einer stillstehenden Masse Meerwasser zwei bestimmte, verschiedene CO_2-Tensionen dauernd unterhalten werden. Was bestimmt dann die Geschwindigkeit des CO_2-Transports zwischen diesen Orten? Einmal die Geschwindigkeit, womit in jedem kleinen Volumelement der Gleichgewichtszustand zwischen den verschiedenen Molekel- und Ionengattungen zugestrebt wird [1]). Der günstigste Fall für einen schnellen Transport ist offenbar, daß das Gleichgewicht in einem genügend kleinen Volumelement sich unendlich rasch einstellt. Wir wollen annehmen, daß dies praktisch zutrifft. Es herrscht dann mit genügender Annäherung überall Gleichgewicht zwischen den Konzentrationen von CO_2, H_2CO_3, HCO_3', CO_3'', HO', $M^{\cdot\cdot}$, $H^{\cdot}$, $M(HCO_3)_2$ und MCO_3, aber in jedem Querschnitt ein anderes Gleichgewicht, sofern nicht die CO_2 in irgend einer Form durch die Lösung hindurch unendlich rasch beweglich ist. Dies trifft aber nicht zu, da in der stillstehenden Wassermasse ein Transport von CO_2 nur durch Bewegung irgendwelcher CO_2-tragender Teile durch die Flüssigkeitsmasse hindurch, d. h. durch Dif-

1) Wenn die Umwandlungsgeschwindigkeit irgendeiner Form unendlich klein wäre, so würde diese ganz indifferent sein und für die Betrachtung ausschalten.

fusion, erfolgen kann. Da die Diffusionskoeffizienten aller in Frage kommender Einheiten begrenzte Größen sind, liegt schon dadurch die Unrichtigkeit der Noackschen Vorstellung von der „diffusen Momentanmobilisierung" auf der Hand. Dieser Vorstellung liegt wohl einfach der Gedanke zugrunde, daß in jedem Punkt der Flüssigkeit das Gleichgewicht zwischen den verschiedenen Einheiten sich wahrscheinlich sehr rasch einstellt. Das genügt aber nicht, um einen „momentanen" Stofftransport durch die Flüssigkeitsmasse hindurch zu unterhalten.

Es wird im Dauerzustand eine Reihe von Gefällen bestehen, eins von CO_2, eins von H_2CO_3, eins von HCO_3' usw. Der Stoffstrom wird durch die Diffusion der verschiedenen Ionen und Molekeln unter dem Einfluß des betreffenden Gefälles zustande kommen. Die CO_2- und die H_2CO_3-Molekeln und die HCO_3'-Ionen werden gegen die geringere CO_2-Tension, die OH'-Ionen in entgegengesetzter Richtung wandern. Die CO_3-Ionen werden ein Maximum am Neutralkarbonatpunkt haben und von dort nach beiden Seiten diffundieren, nach der alkalischen Seite gegen OH'-Ionen, nach der andern Seite gegen HCO'_3-Ionen.

In einer kalkreichen Lösung wie Meerwasser wird die Sache dadurch kompliziert, daß bei herabgesetzter CO_2-Tension das Lösungsprodukt des Kalziumkarbonats überschritten wird, so daß früher oder später solches sich in fester Form ausscheiden muß. Es wird sich daher in Meerwasser unter den betrachteten Verhältnissen ein wirklicher Dauerzustand nur einstellen können, wenn entweder auf der CO_2-ärmeren Seite des Systems die CO_2-Tension noch so hoch ist, daß das Lösungsprodukt des $CaCO_3$ nirgends überschritten wird, oder wenn dauernd das Ausscheiden von festem $CaCO_3$ infolge von Übersättigung unterbleibt. Andernfalls wird entlang dem Wege zwischen der höheren und der niedrigeren CO_2-Tension neben dem Kohlensäuretransport durch Diffusion durch das System hindurch ein Verbrauch von CO_2 und zugleich von Ca stattfinden. Die Entwicklung des Systems wird vom weiteren Schicksal des ausgefällten $CaCO_3$ abhängen.

Die Verhältnisse sind also recht verwickelt. Man sieht aber ein, daß der gesamte CO_2-Gehalt in Lösung die Transportgeschwindigkeit beeinflußt. Für eine Schätzung kann man annehmen, daß alle die verschiedenen Formen von CO_2 dieselbe Diffusionsgeschwindigkeit haben (nur die Ionen H' und OH' haben beträchtlich abweichende Wanderungsgeschwindigkeit). Wenn keine Ausscheidung von $CaCO_3$ mit dadurch verursachtem CO_2-Verbrauch auf dem Wege stattfände, würde man dann im Dauerzustand mit einem linearen Gefälle des gesamten CO_2-Gehalts zu rechnen haben. Dies Gefälle wäre bis zu einer sehr niedrigen Tension

hinab eben das der freien + „halbgebundenen“ CO_2. Der Gesamtgehalt kann nämlich unter diesen Voraussetzungen als aus einer konstanten (der „Alkalinität“ entsprechenden) Menge „gebundenen“ und variablen Mengen „halbgebundenen“ und freien CO_2 zusammengesetzt betrachtet werden.

Wenn dagegen auf dem Wege $CaCO_3$ ausfällt, so wird dies dreierlei zur Folge haben, einmal einen Verbrauch von CO_2, dann die Schaffung eines Extragefälles von Gesamt-CO_2, sowie endlich auch eines Gefälles von $Ca^{\cdot\cdot}$-Ionen. Da die Verminderung des $Ca^{\cdot\cdot}$-Gehalts an den Ausscheidungssorten in der Hauptsache eine entsprechende Herabsetzung der „Alkalinität“ bedeutet, wird das Extragefälle von Gesamt-CO_2 ungefähr von der Größe des $Ca^{\cdot\cdot}$-Ionengefälles sein, das für die Ausscheidungsgeschwindigkeit maßgebend ist, und somit dürfte man in erster Annäherung annehmen können, daß der Verbrauch von CO_2 durch die Ausscheidung von $CaCO_3$ eben durch das betreffende Extragefälle unterhalten wird. Der effektive CO_2-Transport durch das System hindurch zum Ort der niedrigeren Tension würde sich also doch etwa so gestalten, wie wenn kein $CaCO_3$ ausschiede und einfach ein lineares Gefälle der freien plus der „halbgebundenen“ CO_2 bestände. Wenn das gebildete feste $CaCO_3$ am Bildungsort verbleibt und nicht irgendwie an CO_2-reichere Orte befördert wird, so verarmt aber die ganze Lösung an Ca, bis sie so Ca-arm geworden ist, daß nirgends mehr das Lösungsprodukt des $CaCO_3$ überschritten wird. Gleichzeitig werden die Bedingungen für den CO_2-Transport entsprechend verschlechtert, indem die Herabsetzung der Alkalinität der Lösung auch ihr Vermögen, CO_2 in „halbgebundener“ Form zu fassen, erniedrigt.

Nach alledem sehen wir uns, wie gesagt, berechtigt, für ein näherungsweise Berechnung der verwickelten Verhältnisse das wirkende Gefälle nach Kroghs Formel zu berechnen. Nur darf die Berechnung nicht auf die Tension Null ausgedehnt werden, sondern höchstens zu etwas über $^1/_{1000}$ der Normaltension. Den Grenzfall, wo die Endtension Null ist, werden wir nachher kurz besprechen.

Betrachten wir also in der angegebenen Weise den CO_2-Transport durch eine ruhende Schicht Meerwasser zu einem assimilierenden Blatt. Am Anfang des Diffusionsweges soll stets die CO_2-Tension c_e herrschen, und das Ganze soll einen Dauerzustand darstellen. Die Länge des Diffusionsweges sei L. Die CO_2-Aufnahme durch die Zellwand hindurch in das assimilierende Blatt hinein sei proportional der an der Grenzfläche herrschenden CO_2-Tension. Der Proportionalitätsfaktor wird h genannt. Es wird also wie oben, Abschnitt I, der Grenzfall betrachtet, wo die Assimilationsbedingungen unendlich optimal sind, nur nicht betreffs der

CO_2-Zufuhr, so daß die CO_2-Konzentration an den Chloroplasten gleich Null gesetzt werden kann.

Als treibendes Gefälle denken wir uns nach obigem das Gefälle der freien plus der „halbgebundenen" CO_2, das als linear angenommen wird. Dies Gefälle muß im Dauerzustand eben ausreichen, einen der Aufnahme durch die Zellwand entsprechenden Transport zu unterhalten. Dieser Transport betrifft im Wasser teils freie, teils halbgebundene Kohlensäure, durch die Zellwand wird aber unseren Annahmen gemäß nur freie CO_2 aufgenommen. Das ist kein Widerspruch, weil wir angenommen haben, daß in jedem kleinen Volumelement stets Konzentrationsgleichgewicht herrschen soll, daß also die betreffenden Umsetzungen im Verhältnis zur Diffusion außerordentlich rasch vor sich gehen. Wir rechnen mit anderen Worten für jedes sehr kleine Volumelement mit der „diffusen Momentanmobilisierung" Noacks.

Im Dauerzustand würde man also haben

$$\frac{ac_e + \dfrac{A}{\dfrac{C}{ac_e}+1} - az - \dfrac{A}{\dfrac{C}{az}+1}}{L} k = hz \qquad (12)$$

wenn z die Tension der CO_2 an der Blattfläche und k der als einheitlich angenommene Diffusionskoeffizient der freien plus halbgebundenen CO_2 ist. Der Wert von h ist von den Dimensionen und dem Diffusionskoeffizienten für CO_2 in den assimilierenden Zellen bestimmt, über seine Größe kann daher keine allgemeine Annahme gemacht werden. Auch wenn man die Assimilationsbedingungen für ein und dasselbe Blatt in reinem Wasser und Meerwasser vergleicht, wird das Ergebnis je nach dem relativen Widerstand im Blatt verschieden, dieselben Verhältniszahlen der in Meerwasser und in reinem Wasser maximal möglichen Assimilationsleistungen kommen für verschieden dimensionierte Blätter bei verschiedener Dicke der ruhigen Wasserschicht heraus. Es ist nämlich das Verhältnis zwischen der Länge des Diffusionsweges in Wasser und dem Widerstand im Blatt, auf das es ankommt. Vergleichsziffern von genereller Bedeutung erhält man dagegen, wenn die Verhältnisse in strömendem Wasser von normaler CO_2-Tension mit denen verglichen werden, die einerseits in ruhigem reinen Wasser, andererseits in Meerwasser obwalten.

Für den CO_2-Transport durch eine Schicht ruhenden reinen Wassers zum maximal assimilierenden Blatt kann man nämlich setzen

$$\frac{c_e - w}{L} k = hw, \tag{13}$$

wo wie vorher c_e die CO_2-Tension am Anfang des Diffusionsweges, L dessen Länge, k der Diffusionskoeffizient und h der Aufnahmekoeffizient für CO_2 in das Blatt hinein bedeutet; w bezeichnet die CO_2-Tension an der Blattfläche. Es bedeuten hier c_e und w gleichzeitig Tensionen und Konzentrationen von freier CO_2 im Wasser, da der Absorptionkoeffizient in reinem Wasser bei gewöhnlicher Temperatur (etwa 15°) gleich 1 gesetzt werden kann. In strömendem Wasser endlich hat man die maximale Aufnahmegeschwindigkeit $c_e h$. Die maximalen Assimilationsintensitäten in bzw. strömendem Wasser, ruhendem reinem Wasser und ruhendem Meerwasser verhalten sich also wie $c_e : w : z$, wenn im ruhigen Wasser im Abstand L dieselbe Tension c_e herrscht wie in der ganzen Masse des strömenden Wassers. Durch Kombinieren von den Gleichungen (12) und (13) kann man daher berechnen, welche relative Herabsetzung der maximalen Assimilationsintensität durch eine ruhende Schicht reinen Wassers einer gewissen Herabsetzung durch eine Schicht Meerwassers von entsprechender Dicke entspricht, und umgekehrt.

Nach Krogh, aber in den von uns gebrauchten Einheiten ausgedrückt, ist

$$a = 0{,}85$$
$$A = 0{,}02272$$
$$C = 0{,}0000655$$

Des weiteren setzen wir $c_e = 0{,}0003$ und drücken w und z in c_e aus:

$$w = n \cdot c_e$$
$$z = N \cdot c_e$$

Wenn das k der Gleichung (12) nach obigem dem Diffusionskoeffizienten für freie CO_2 in Wasser gleichgesetzt wird, also identisch mit dem k der Gleichung (13), bekommt man nach Einsetzen der Werte der Konstanten A, a, C und c_e für ein bestimmtes, aber beliebiges Blatt bei bestimmter, aber beliebiger Länge des Diffusionsweges

$$\frac{N}{n} = N\left(0{,}15 - \frac{193{,}12}{0{,}655 + 2{,}55\,N}\right) + 61{,}106 \tag{14}$$

Ich habe durch Einsetzen einer Reihe von N-Werten die entsprechenden Werte von $\frac{N}{n}$ und n nach dieser Gleichung berechnet und so folgende Verhältniszahlen erhalten:

Herabsetzung der maximalen Assimilation gegenüber der in strömendem Wasser:

Durch eine ruhende Schicht von reinem Wasser $(1:n)$	Durch ruhendes Meerwasser in derselben Schichtdicke $(1:N)$	Quotient $(N:n)$
22	2	11
55	3	18
95	4	24
140	5	28
290	8	36
400	10	40
980	20	49
2800	50	56
5800	100	58

Die Zahlen können natürlich nicht einmal auf die ausgefüllten zwei Zifferstellen als genau betrachtet werden, sie sollen nur eine Vorstellung von den Größenordnungen geben, um die es sich handelt. Sie entsprechen sich aber in jeder Horizontalreihe generell.

Die Formel (14) läßt eine maximale Begünstigung in Meerwasser von 61, reinem Wasser gegenüber, erwarten, die erst bei unendlich langem Diffusionsweg, also $N = 0$, in Erscheinung treten würde. So weit läßt sich aber die Formel nicht ausdehnen, weil, wie oben ausgeführt, bei sehr kleinen CO_2-Tensionen die Voraussetzungen, die der Formel zugrunde liegen, auch nicht annähernd zutreffen (vgl. die Auseinandersetzung oben). Es kommen hier auch die neutralen Karbonate in Betracht. Es ist aber leicht einzusehen, daß die Förderung durch diese letzten Reste von CO_2 kaum von sehr beträchtlicher ökologischer Bedeutung sein kann, besonders wenn, wie wir angenommen haben und wie es aus verschiedenen experimentellen Erfahrungen recht wahrscheinlich ist, die Assimilationsintensität von der CO_2-Tension bestimmt wird. Für eine Schätzung kann man, entsprechend unserer früheren Vorgangsweise, annehmen, daß die gesamte CO_2, die Karbonatform mit einbegriffen, mit derselben Schnelligkeit wie die freie diffundiert. Das höchste Gefälle der Gesamt-CO_2, das in Meerwasser möglich ist, entspricht dem totalen CO_2-Gehalt, der wie genannt in Gleichgewicht mit der Atmosphäre rund 150 mal derjenige der Luft oder des reinen Wassers beträgt. Dies ist denn auch die höchste denkbare Förderung gegenüber reinem Wasser, die aber nur dann mit ihrem vollen Betrag in Erscheinung treten würde, wenn die Tension an der Blattfläche, also auch die Assimilation, Null wäre. Für endliche Tensionen (also zwischen Null und etwa $^1/_{1000}$ der Normaltension) ist noch zu bemerken, daß das betreffende Gesamtgefälle teilweise dazu aufgeopfert werden muß, um CO_2 zu den Ausscheidungssorten von

$CaCO_3$ zu befördern. Die so ausgeschiedene CO_2 kommt, wie oben bemerkt, den Pflanzen wenigstens nicht direkt zugute.

Dahm glaubt (S. 348), daß die „Karbonatausnutzung" durch die Wasserpflanzen deshalb von Bedeutung wäre, „weil die Kohlensäure in die stark alkalische Lösung in der Nähe der Pflanzen besonders schnell nachdiffundieren wird". Den Grund zu dieser Vermutung vermag ich nicht einzusehen. Die Schnelligkeit der Diffusion wird von den betreffenden Gefällen und von den Diffusionskoeffizienten abhängen. Die Reaktion der Lösung hat direkt damit nichts zu tun.

Die vorgenommenen Schätzungen lassen jedenfalls erkennen, daß der Gehalt eines karbonatreichen natürlichen Wassers wie des Meerwassers an CO_2 in anderer als freier Form einerseits in stillstehendem Wasser einen ganz beträchtlichen Vorteil durch Erleichterung der Diffusion bereitet, auch wenn nur die freie CO_2 in die assimilierende Pflanze aufgenommen wird. Andrerseits wird die Assimilation auch in solchem Wasser durch vollständige Stagnation des Wassers gewaltig erschwert sein. Gesetzt, daß alle CO_2 in beliebiger Form ebensogut aufgenommen würde, so kann die Assimilation gegenüber den Verhältnissen in stagnierendem reinen Wasser in entsprechender Schichtdicke im Dauerzustand jedenfalls nie über etwa 150 mal begünstigt sein, und die Diffusion verläuft in Wasser bekanntlich außerordentlich langsam.

Noch ist zu beachten, daß der große Gehalt der natürlichen Gewässer an Gesamtkohlensäure als Kohlensäurereservoir für die submersen Gewächse von großer Bedeutung sein muß, indem die Flüssigkeit um die assimilierenden Organe herum viel langsamer an CO_2 verarmt, als sonst der Fall wäre. Diese Tatsache ist in der Literatur schon gewürdigt. Ökologisch wird sich dieser Vorteil mit dem des schnelleren Transports durch Diffusion kombinieren. Wenn für die Assimilationsintensität die CO_2-Tension maßgebend ist, wird jedoch eine Pflanze in stagnierendem Wasser gegenüber einer in strömendem Wasser im Nachteil bleiben, das Wasser möge noch so karbonatreich sein. Nur im ersten Augenblick, wenn die Assimilation einsetzt, ist die Pflanze im stagnierenden Wasser in derselben Lage wie die in bewegtem Wasser. Sofort beginnt aber die an das Blatt grenzende Schicht an CO_2 zu verarmen, und diese muß aus immer weiter entfernten Orten durch Diffusion befördert werden. Der CO_2-Transport hat also immer einen größeren oder kleineren, in genügend bewegtem Wasser fehlenden Widerstand zu überwinden. Voraussetzung bei diesem Vergleich bleibt wie immer im Vorhergehenden, daß die Luft und das strömende Wasser stets Normaltension von CO_2 haben, und daß dasselbe für das stag-

nierende Wasser als Ausgangsbedingung gilt. In der Natur kommt bekanntlich in Tümpeln, Teichen usw. beträchtliche sowohl Anreicherung wie Verarmung der ganzen Wassermasse an CO_2 vor. Die dadurch entstehenden Bedingungen entziehen sich jeder allgemeinen Überlegung.

Es ist offenbar, daß die Bedingungen für die Assimilation, was die CO_2-Versorgung betrifft, in Wasser ungeheuer mehr variieren als in der Luft. Dies ist der Fall schon bei normaler CO_2-Tension der betreffenden Wassermassen als Ganzes genommen. Am besten, und in der Tat, wie wir gesehen haben, besser daran, als wenn sie sich in der Luft befänden, sind die mit typischen Wasserblättern ausgerüsteten Pflanzen in genügend bewegtem Wasser. Von stagnierenden Gewässern sind wieder diejenigen mit großem Gesamtgehalt von CO_2 relativ günstig. In ganz ruhigem kalkarmen Süßwasser müssen die Bedingungen für die Assimilation, wenn von Fällen mit starker Anreicherung an CO_2 infolge der Wirksamkeit heterotropher Organismen abgesehen wird, außerordentlich schlecht sein. Zwar ist sicherlich ein ganz ruhiges Wasser eine große Seltenheit, wenn es je in der Natur vorkommt, und eben wegen der geringen Größe der Diffusionskoeffizienten in Wasser werden auch sehr langsame Strömungen von einschneidender Bedeutung sein.

In Übereinstimmung mit der anzunehmenden enormen Verschiedenheit der Bedingungen steht die außerordentliche Vielfältigkeit in der Ausbildung der Assimilationsorgane bei den Wasserpflanzen. Auf der einen Seite gibt es Wassergewächse, deren Assimilationsorgane sich sozusagen mit allen Mitteln dem Einfluß des Wassers zu entziehen suchen, auf der andern solche, die sich, man möchte sagen, vertrauensvoll dem Wasser übergeben, ohne durch besondere Oberflächenvergrößerung gerüstet zu sein. Gewissermaßen vermitteln zwischen diesen extremen Typen die Kiemenblätter mit ihrer auffallenden Oberflächenentwicklung und ihrer im Verhältnis zur Masse großen Ausdehnung im Wasserraum. Zugegeben werden muß andererseits, daß man hier wie bei jeder entsprechenden Feststellung auf die auffallendsten wenigstens scheinbaren Widersprüche der Natur stößt, indem die verschiedensten Typen untereinander vorkommen können.

Zitierte Literatur.

Benecke, W. 1924, Bd. I in Josts Pflanzenphysiologie, 4. Aufl. — Jena.

Bjerrum, N. og Gjaldbæk, J. K. 1919. Om Reaktionen af Vædsker, som er mættet med Kalciumkarbonat (Zusammenfassung: Über die Reaktion von Flüssigkeiten, die mit Kalziumkarbonat gesättigt sind). — Kgl. Veterinær- og Landbohöjskoles Aarsskrift (Kopenhagen), S. 64 (88).

Bohr, Chr. 1899. Definition und Methode zur Bestimmung der Invasions- und Evasionskoeffizienten bei der Auflösung von Gasen in Flüssigkeiten. Werte der genannten Konstanten sowie der Absorptionskoeffizienten der Kohlensäure bei Auflösung in Wasser und in Chlornatriumlösungen. — Ann. d. Phys. u. Chemie 304 (Wiedemann), N. F. 68, S. 500.

Boysen-Jensen, P. 1918. Studies on the Production of Matter in Light- and Shadow-Plants. — Botanisk Tidsskrift 36 (Kopenhagen), S. 219.

Brown, H. T., and Escombe, F. 1900. Static Diffusion of Gases and Liquids in relation to the Assimilation of Carbon and Translocation in Plants. — Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B 193 (London), S. 223.

Chwolson, O. D. 1905. Lehrbuch der Physik III. Die Lehre von der Wärme. — Braunschweig 1905.

Dahm, P. 1926. Beziehungen der Sphagneen und einiger untergetauchter Wasserpflanzen zum Kalkkarbonat. — Jahrb. wiss. Bot. 65, S. 314.

Freundlich, H. 1923. Kapillarchemie, 3. Aufl. — Leipzig.

Goebel, K. 1893. Pflanzenbiologische Schilderungen II. — Marburg.

Gradmann, H. 1923. Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. — Jahrb. wiss. Bot. 62, S. 449.

Hofman-Bang, O. 1903. Studien über schwedische Fluß- und Quellwässer. — Bull. geol. Inst. Univ. Upsala 6 (1902—1903), 1905, S. 101.

Johnston, J. 1915. The Solubility-Product Constant of Calcium and Magnesium Carbonates. — Journ. Americ. Chem. Soc. 37 : 2, S. 2001.

Ders. and Williamson, E. D. 1916. The complete Solubility Curve of Calcium Carbonate. — Ebenda 38 : 1, S. 975.

Kerner von Marilaun, A. 1887. 1896. Pflanzenleben, Band I, 1. Aufl. Leipzig 1887, 2. Aufl. Leipzig und Wien 1896.

Kostytschew, S. 1926. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, I. — Berlin.

Krogh, A. 1904. On the Tension of Carbonic Acid in Natural Waters and especially in the Sea. — Meddelelser om Grønland 26 (Kopenhagen), S. 331.

Lundegårdh, H. 1924. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. — Jena.

Mevius, W. 1926. Referat von Dahm 1926 in Zeitschr. f. Bot. 18, S. 537.

Nathanson, A. 1910. Der Stoffwechsel der Pflanzen. — Leipzig.

Nernst, W. 1913. Theoretische Chemie, 7. Aufl. — Stuttgart.

Noack, Kurt. 1925. Referat von Schroeder 1924 in Zeitschr. f. Bot. 18, S. 58.

Romell, L.-G. 1922. Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor (Resümee: Die Bodenventilation als ökologischer Faktor). — Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt 19 (Stockholm), S. 125.

Ders. 1926. a) Über das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren. — Jahrb. wiss. Bot. 65, S. 739.

Ders. 1926. b) Studier över kolsyrehushållningen i mossrik tallskog (Resümee: Studien über den Kohlensäurehaushalt in moosreichem Kiefernwald). — Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt 23 (in Vorbereitung).

Schroeder, H. 1924. Die Kohlensäuredioxydversorgung der Chloroplasten. — Flora 117, N. F. 17, S. 270.

Willstätter, R., und Stoll, A. 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. — Berlin.

Beiträge zur Kenntnis einer merkwürdigen Orchidee, Haemaria discolor Lindl.

Von **Th. Schmucker** (Göttingen).

Mit 12 Abbildungen im Text.

Unter den Orchideen unserer Gewächshäuser fällt Haemaria discolor, eine zu den Neottiinae gehörende Art aus China, durch ihren eigenartigen Habitus sofort auf, zunächst durch den Kontrast der schwarzgrünen, breiten, grundständigen Blätter zu dem weißen, steif-aufrechten Blütenstand, dann durch die sonderbare Asymmetrie der Blüten. Die letztere gab Veranlassung zur Beschäftigung mit der Pflanze, wobei einige bemerkenswerte Eigentümlichkeiten gefunden wurden, über die hier kurz berichtet sei.

Über die Wachstumsweise in der Natur läßt sich natürlich aus der Art der Kultur nicht viel entnehmen. Nach Warburg ist Haemaria wie manche verwandte Gattung zu den waldbewohnenden Erdorchideen zu zählen; im Göttinger Garten gedeiht sie, in Sphagnum und sehr wenig Erde gezogen, recht gut. Die sehr starke Entwicklung des Speicherrhizoms läßt aber natürliche Standorte vermuten, die entweder periodische Ruhezeiten erfordern oder in anderer Weise extrem sind. Jedenfalls ist, wenn die Art epiphytisch auftritt, für eine Befestigung an rauhen Unterlagen in eigenartiger Weise gesorgt.

Das spärlich sympodial verzweigte Rhizom besteht aus einer Anzahl schwach tonnenförmiger Glieder, die etwa 15 mm lang und 8 mm dick werden. An den Knoten sitzen häutige Niederblätter, aber schon 1—2 Internodien vor dem zur Infloreszenz aufgerichteten Teil können voll ausgebildete Laubblätter sitzen. Bei unterirdischem Wachstum bleibt das Rhizom weiß, im Licht ergrünt es sehr kräftig. Es erscheint dann oberseits je nach der Lichtintensität gelbgrün bis braunrot und bleibt unterseits etwas heller. Die Färbung der ergrünten Teile ist eigenartig. Der ziemlich stark durchscheinende Gewebekörper ist oberflächlich mit weißlichen, etwa 0,5 mm langen, etwas verwaschenen Flecken ziemlich reichlich besät, neben denen sehr zahlreich kleine,

undurchsichtige, wie erhaben erscheinende Pünktchen auftreten. Die Grundfärbung kommt zustande 1. durch Kombination von Chlorophyll (Chlorophyllkörner in der Rinde ziemlich spärlich, aber sehr intensiv blaugrün gefärbt) und Anthozyan (besonders im äußeren, oberen Drittel der Rinde), 2. die hyaline Beschaffenheit der zartwandigen Zellen der peripheren Rindenhälfte, die in unseren Kulturen an Reservestärke und sonstigen Inhaltsbestandteilen arm sind und 3. den weißen Hintergrund der mittleren, stärkereichen Rindenteile. Die weißlichen Flecken entstehen durch Totalreflexion des einfallenden Lichtes an der Luft, die in den Interzellularen unterhalb der Spaltöffnungen eingeschlossen ist. Ihre Zahl stimmt mit der Anzahl der Stomata genau überein. Die weißen Punkte sind die durchscheinenden Oxalatdrusen der peripheren Rindenschichten. Die Gesamtfärbung kommt also zustande durch Zusammenwirken von diffuser Reflexion bzw. Absorption in durchsichtigen farbigen Körpern (Rindengewebe), Totalreflexion am optisch dünneren Medium (Interzellularen) und Reflexion an praktisch undurchsichtig-weißen Körpern (Oxalat). Außerdem kann man an diesem Objekt sowohl die Zahl der Kristalldrusen wie die der Stomata bei dieser Sachlage mit freiem Auge bestimmen, zumal letztere nur spärlich, etwa 4 pro qmm, auftreten.

Das kriechende Rhizom ist fast völlig radiär, selbst der Chlorophyllgehalt der Unterseite ist nicht viel geringer, wohl aber der Anthozyangehalt. In der basalen Hälfte eines jeden Gliedes entsteht genau senkrecht nach unten je eine dicke, unverzweigte, höchstens einige Zentimeter lange Wurzel. Wie in anderen Fällen wird auch hier der Ort der Entstehung durch die Schwerkraftrichtung bedingt. Dreht man ein Rhizom um 180° um die Längsachse, so erscheinen nicht nur an den neugebildeten Internodien die Wurzeln genau in der unteren Mittellinie, sondern auch in älteren Gliedern wird nunmehr gegenüber der jetzt senkrecht nach oben gerichteten alten Wurzel zuweilen die Anlage einer zweiten induziert, die sich voll ausbilden kann. Entsprechendes tritt ein bei geringerer Drehung.

Wurzelhaare: Eine derartige Bewurzelung kann für eine ausgiebige Befestigung am oder im Substrat, soweit eine solche nötig ist, nicht viel leisten, was besonders bei eventuell epiphytischer oder ähnlicher Wachstumsweise in Betracht käme. Doch schon die große Plastizität der wachsenden Wurzel, deren Gestalt sich weitgehend an entgegenstehende harte Körperchen bzw. deren Hohlräume anpaßt, z. B. die Risse in den Holzkohlenstückchen im Kultursubstrat direkt ausfüllt usw., sorgt für ein gutes Haften. Noch weit mehr aber die eigenartige

Ausbildungsweise der Wurzelhaare. Hebt man ein Rhizom aus dem Sphagnum-Erde-Boden der Kulturschalen heraus, so sieht man die längeren Wurzeln völlig umhüllt von einem dicken Mantel von Sphagnumblättern, Torfkrümeln usw., besonders am oberen Teil, und die jüngeren eben hervorbrechenden Wurzeln sind äußerlich nur durch anhaftende Klumpen solcher Teilchen gekennzeichnet oder, wenn man die letzteren entfernt, durch ein mächtiges Büschel von Wurzelhaaren (Fig. 1). Das Freipräparieren, insbesondere von großen Holzkohlensplittern oder Steinchen, gelingt nur mit Gewalt. Die Wurzelhaare haben im Durchschnitt 20 μ Durchmesser, werden 4—5 mm, aber auch bis zu 1 cm lang und können sich, anscheinend auf starken Widerstands- oder Reibungsreiz hin, nach unregelmäßiger Anschwellung sehr stark und wiederholt verzweigen (Fig. 2). Sobald der breite Vegetationskegel aus der Rhizomoberfläche hervortritt, erscheinen sie in Massen und

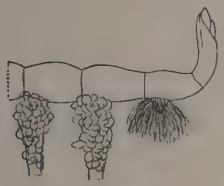


Fig. 1.

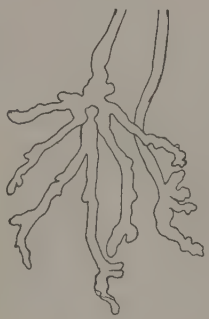


Fig. 2.

Fig. 3.

wachsen lang aus. Dadurch wird natürlich eine rasche und feste Verbindung mit dem Substrat erzielt, wie sie bei epiphytischem Wachstum besonders notwendig wäre. Das Auffallendste an diesen Haargebilden ist aber ihre Struktur. Wie Fig. 3 zeigt, reißt die zylindrische Membran an irgendeiner Stelle auf und der bisher geschlossene Zylinder wird zu einem linksgewundenen Spiralband. In dieser Form findet man die Haare neben noch geschlossenen, zylindrischen in wechselnder Zahl schon im Substrat. Die Auflösung zum Spiralband kann sowohl an der Basis wie gegen die Spitze zu erfolgen, bleibt oft auf kurze Strecken beschränkt, deren mehrere hintereinander vorhanden sein können und wird eingeleitet durch eine linksspirale Längsspalte, an der dann die Ränder auseinanderweichen. Die Konstanz des Linksganges der Schraubenwindung ist vollkommen (allerdings gehören die drei untersuchten Pflanzen wahrscheinlich einem Klon an), das Steigungs-

maß ziemlich konstant (24—27):26, also nahezu 1:1, was einem Steigungswinkel von 45° entspricht.

Der Substanz nach bestehen die ausgebildeten Wurzelhaare aus einem nicht ohne weiteres zu definierenden Stoff mit folgenden Reaktionen. Die übliche Zellulosereaktion mit konz. Schwefelsäure und Jodjodkali liefert Violettfärbung, eher Blau als ausgesprochen Violett. Doch verändern sich die Membranen in 75%iger Schwefelsäure selbst nach 2 Tagen kaum, während Baumwollfasern darin sofort gänzlich verquellen. Die so vorbehandelten Wurzelhaare färben sich nunmehr mit Jodjodkali bräunlich. Konz. Schwefelsäure, Chrom-Schwefelsäure und konz. Kalilauge verändern die Membran selbst bei mehrstündiger Einwirkung kaum, nur in letzterer scheint durch schwache Quellung eine leichte Differenzierung einer äußeren, helleren und einer inneren, dunkleren Schicht einzutreten. Im übrigen läßt auch 20 Minuten langes Erhitzen in 60% KOH auf 180° (v. Wisselingh) die Membran ziemlich unverändert; die Jod-Schwefelsäure-Reaktion färbt danach braun-violett bis bräunlich. Im frischen Schweitzerschen Reagens, das Baumwollfasern in längstens 1 Minute glatt löst, treten durch Quellung Bewegungen ein, die die Spiralbänder gleichzeitig etwas aufrollen und zusammenschieben (Verlauf aber recht unregelmäßig). Nach 1 Stunde sind die Membranen noch voll erhalten, erscheinen nun aber ganz fein granuliert, was insbesondere nach Jod-Schwefelsäurebehandlung unter graubrauner Färbung hervortritt. Nach 24 Stunden ist ebenfalls keine wesentliche Lösung eingetreten, die Membranen färben sich nunmehr mit Jodschwefelsäure gelbbraun. Nach alledem dürften sie aus einem in mancher Beziehung zellulose-ähnlichen, sehr widerstandsfähigen Stoff bestehen, der in irgendeiner Weise mit einem anderen, der von Jod gebräunt wird, imprägniert ist. Holzreaktionen fallen stets völlig negativ aus.

Interessant ist das Verhalten im polarisierten Licht. Es war zu vermuten, daß eine Intimstruktur vorhanden sei, deren Orientierung dem Verlauf der Schraubenlinie bei der Auflösung des Zylinders parallel läuft, zumal zuweilen stellenweise geradezu ein Zerfall in derartig gerichtete feine Fibrillen eintritt.

Nikols gekreuzt: Membranen leuchten am Rande, wo tangentiale Durchsicht stattfindet, weißlich auf bei diagonaler Lage der Haarachse; sind dunkel bei Parallelstellung. Der Haarquerschnitt ergibt anscheinend ein schwarzes Kreuz, dessen Arme den Schwingungsrichtungen parallel laufen.

Die senkrecht durchstrahlten mittleren Membranpartien (bzw. Flächenansicht der Membranen) sind schwach aufgehellt bei Parallelstellung

der Haarlängsachse, dunkel in Diagonalstellung; d. h. zwei Schwingungsrichtungen laufen parallel bzw. senkrecht zur Schraubenlinie der Haarstruktur.

Nikols gekreuzt, Gips R I eingelegt in der üblichen Stellung:

Membranen am Rande (tangentiale Durchsicht) im linken oberen und rechten unteren Quadranten bei diagonaler Einstellung der Längsachse gelb, in den beiden anderen Quadranten blau aufleuchtend; d. h. der größere Brechungsexponent, bzw. die größere Achse der verhältnismäßigen Indexellipse liegt parallel zur Haaroberfläche.

Sehr instruktiv ist das Flächenbild der Membranen des teilweise aufgerollten Haares bei paralleler Lage von Nikolschwingungen und Haarlängsachse. (Polarisatorschwingung in der Medianebene des Mikroskops, Gips Richtung c von rechts vorne nach links hinten). Liegt das Haar quer in Gesichtsfeld, so behalten die Stellen des Bildes, zu denen das Licht nach zweimaligem Durchlaufen (Ober- und Unterfläche des Haares) der Membran gelangt, annähernd die Farbe des Gesichtsfelds (die Intimstruktur dieser beiden Teile ist bei einem Steigungswinkel von 45° gekreuzt), die nur einmal durchstrahlten Membranteile sind farbig, violett am oberen Umgang, orange am unteren. Letztere Farben kehren sich um, wenn das Haar längs liegt.

Danach liegt der größte Durchmesser der Indexellipse parallel zum Schraubenverlauf, die kleinste Achse der Indikatrix liegt wahrscheinlich radial, die längste in der Tangentialebene und parallel der Schraubenlinie, die mittlere in gleicher Ebene senkrecht dazu. Jedenfalls ist eine mit der Richtung der schraubigen Aufrollung parallele Anordnung von Elementarteilen anzunehmen.

Über die Entwicklungsgeschichte der Haare konnte noch keine volle Klarheit erzielt werden. In ganz jungen Wurzelhaaren liegt der Kern nahe der Spitze, auch an alten wurde zuweilen ein Kern in einer Plasmaansammlung an der Spitze gefunden. Doch ist die gegenwärtig nicht mögliche Beobachtung an lebendem Material noch nötig. Jedenfalls bleibt die Epidermis bis zum Wurzelansatz samt den Wurzelhaaren dauernd erhalten. Wie die Aufrollung zustande kommt, bleibt noch fraglich. Hyproskopische Bewegungen sind kaum wahrzunehmen. Die aufgelösten Haare sind übrigens sehr oft von Pilzhyphen durchzogen, von denen noch nicht feststeht, ob sie stets von außen her eingewandert und mit dem Mykorrhizapilz identisch sind.

Raphidenzellen: In der ersten bis vierten Zellschicht unter der Epidermis des Rhizoms liegen zahlreiche, zartwandige Raphidenzellen, die etwa 80×120 μ groß sind. In Blättern und Wurzeln treten sie

ebenfalls auf und zwar unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt bzw. in den jüngsten Entwicklungsstadien. Das Raphidenbündel selbst mit seiner durch Suden III stark färbbaren Hülle bietet nichts merkwürdiges, wohl aber die Zelle selbst. Die Zellwand erscheint inwendig mit einem breiten Belag überzogen, der durch Lamellen pflasterartig in einzelne Teile zerlegt ist (Fig. 4a und b, letztere Stück der Aufsicht). Das ganze System ist farblos, die Lamellen, die auch die Innenseite überziehen, sind zuweilen fein granuliert, die Teilstücke völlig hyalin. Läßt man ein Plasmolytikum, z. B. starke KNO_3-Lösung einwirken, so zieht sich der dicke Wandbelag zu einem festgefügten Mantel dicht um das Raphidenbündel zusammen, einer Hülle aus dicht gedrängten Kristallen ähnelnd. Die linearen Maße der Teilstücke sinken dabei auf etwas mehr als die Hälfte herab (Fig. 5a). Erfolgt die Plasmolyse sehr rasch,

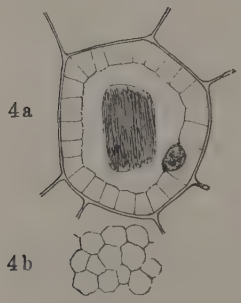


Fig. 4.

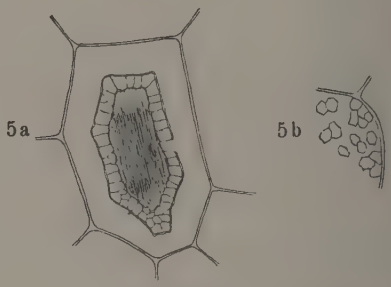


Fig. 5.

so zerfällt der Belag in seine einzelnen Teile, die äußere Plasmaschicht, die man bei normaler Plasmolyse die fragliche Schicht auch außen umgeben sieht, ist anscheinend zerbrochen, die Teilstücke liegen nun frei im Zellraum (Fig. 5b). In anderen Fällen umgibt das Raphidenbündel eine dichte, unregelmäßig-mehrschichtige Masse jener eckigen Teilstücke. Nachdem eine ganze Menge von Färbversuchen zu keinem befriedigenden Resultat geführt hatte, da entweder überhaupt die fragliche Substanz ungefärbt blieb (häufigster Fall) oder keine genügend distinkte Farbe zeigte, wurde mit Corallin-Soda sehr kräftige Färbung erzielt, was mit einigem Vorbehalt auf Schleimstoffe hinweist, also auf vorläufig nicht weiter zu charakterisierende Stoffe. Wasserentzug durch starke Rohrzuckerlösung, aber auch durch konz. Schwefelsäure oder starke Kalilauge ruft ganz ähnliche Entmischungen hervor, ebenso absoluter Alkohol. In den letztgenannten Fällen handelt es sich wenigstens im ersten Augenblick wohl ebenfalls um Plasmolyse; denn tötet man die Zellen zuvor durch kurzes Aufkochen in Wasser oder mit Chloroform,

so unterbleibt meist die Zusammenziehung des Ganzen. In konz. Schwefelsäure und Kalilauge verschwinden die eckigen Teilstücke allmählich. Auch in Wasser werden die Teilstücke und Wandbeläge allmählich, aber ohne starke Quellung, unsichtbar, mit starker Kalilauge usw. treten sie allmählich wieder auf, oder besser es erscheint eine grobwabige Struktur mit grobkörnigen Wänden am alten Platz. Verdünnte Säuren bringen die kontrahierten Teilstücke sofort zum Quellen und Verschwinden. Läßt man auf die unveränderten Zellen 10%ige Essigsäure wirken, so verschwindet allmählich der Wabeninhalt, übrig bleiben die Wände, die allmählich körnig werden, sich noch sehr deutlich abheben, dann aber langsam undeutlich werden. Nach alledem und nach den Färbungsresultaten handelt es sich um einen Wandbelag aus „schleimartigen" Stoffen, der in sehr große, regelmäßig angeordnete Vakuolen des Wandplasmas eingeschlossen ist. Die Raphidenzellen einer Anzahl anderer vergleichsweise untersuchter Arten (Lycaste, Impatiens Sultani, Typha latifolia, Alocasia, Aloe socotrina) zeigten keine ähnlichen Erscheinungen. Übrigens gibt es bei Haemaria eine wechselnde Zahl von Zellen, die nach Lage und Größe mit Rhaphidenzellen übereinstimmen, auch den charakteristischen Wandbelag besitzen, aber keine Raphidenbündel enthalten. Die Kristallzellen führen in der Jugend einen relativ großen Zellkern, der meist innen dem Schleimbelag anliegt, auch im Alter ist er oft noch nachweisbar. Die Plasmolysierbarkeit und der Mangel an einer verdickten oder stark imprägnierten Membran zeigen ebenfalls, daß hier die Oxalatzellen zumindestens sehr lange lebend bleiben.

Spaltöffnungen: Während die Blattoberseite papillös ausgebildet ist (die Papillen wirken optisch fast so gut wie die von Anthurium Warocqueanum) und der Spaltöffnungen entbehrt, finden sich diese reichlich auf der Unterseite. Eigenartig ist, daß die Zahl der an die Schließzellen heranreichenden Epidermiszellen zwischen 2 und 6 schwankt. Die Mutterzelle der Schließzellen wird durch eine kurze Wand irgendwo in dem recht unregelmäßigen System der Epidermiszellen herausgeschnitten, nicht selten dadurch, daß sich eine kurze, bogenförmige Wand an eine einzige Querwand anlegt (in diesen Fall sind im ausgebildeten Zustand nur zwei angrenzende Zellen vorhanden). Der Anlage nach ist also hier die Spaltöffnung in bezug auf die Längsachse polar, denn die beiden, die Mutterzellen einschließenden Membranen sind nicht gleichwertig. Doch äußert sich hier diese Polarität späterhin nicht. Dies ist aber der Fall bei einer anderen Pflanze, der Amarantacee Telanthera philoxeroides, was hier kurz nebenbei bemerkt sei.

Die etwas dicklichen, lanzettlichen, sehr rasch welkenden Blätter von Telanthera haben ober- wie unterseits je etwa 200—250 Stomata pro qcm. Auch hier sind solche mit nur zwei angrenzenden Epidermiszellen nicht selten. Die Entwicklung erfolgt etwas anders wie bei Haemaria, wie Fig. 7 a und b zeigen. Die Schwesterzelle der Spaltöffnungsmutterzelle umgreift hier im ausgebildeten Zustand die Schließzellen derart, daß zwar bei hoher Einstellung die normale Schließzellenform wahrzunehmen ist, man aber bei tiefer sieht, wie die Enden der Nebenzelle die Schließzellen an einem Ende zusammendrücken. Nur im völlig wassergesättigten Zustand überwindet der Spaltöffnungsapparat diesen Gegendruck, z. B. wenn man die Blätter längere Zeit in Wasser untertaucht. Ebenso nimmt bei Plasmolyse die Spaltöffnung die gewohnte Form an, die Nebenzelle verliert stark an Volumen (Fig. 8 a vor Plas-

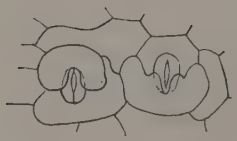


Fig. 6.

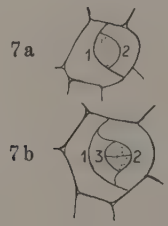


Fig. 7.

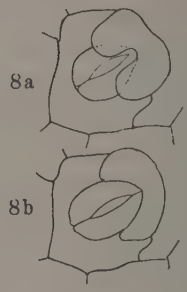


Fig. 8.

molyse, Fig. 8 b nach Plasmolyse). Sehr oft wird dann infolge Kontraktion des Zellinhalts der Schließzellen der in der Zelle infolge Ausdehnung frei werdende Raum am Ende nicht ausgefüllt. Aus Fig. 6 ist ersichtlich (oberes Stomium), daß zuweilen die Nebenzelle geradezu Auswüchse treibt, um die Schließzellen einzuengen. Daß hier der Öffnungsmechanismus nicht allein durch die Schließzellen betätigt wird, ist offensichtlich (auch anderwärts, wo es morphologisch nicht so hervortritt, ist das wohl öfter der Fall als man gewöhnlich annimmt), in welcher Weise das geschieht, kann aber erst ermittelt werden, wenn besseres als das gegenwärtige, schwächliche Gewächshausmaterial zur Verfügung steht. Rein morphologisch ist noch von Interesse, daß selbst am fast völlig erwachsenen Blatt mitten zwischen längst fertigen Spaltöffnungen noch die Mutterzellen von werdenden auftreten und daß die Polarität im obigen Sinne selbst bei benachbarten Spaltöffnungen direkt entgegengesetzt gerichtet sein kann (Fig. 6).

Stärkekörner: Auch bezüglich des Assimilationsendprodukts weicht Haemaria discolor wesentlich von der Norm ab. Sie bildet zwar reichlich Stärke, besser gesagt ein stärkeähnliches Produkt, das sich aber mit Jod intensiv braun färbt. A. Meyer schienen die Stärkekörner dieser Pflanze so aberrant, daß er ihre Beschreibung in seiner Abhandlung gesondert vorausstellte, ohne sie bei der allgemeinen Betrachtung besonders zu verwerten. Unter Hinweis auf Meyers Arbeit sei hier nur folgendes hinzugefügt. Im belichteten Rhizom vollzieht sich von außen nach innen ein allmählicher Übergang von typischen, sehr tief grün gefärbten, kleinen Chloroplasten über größere, die nur schwach und unregelmäßig grün erscheinen zu den großen runden, rein weißen Leukoplasten im Zentrum. Es erscheint wahrscheinlich, daß dieser Übergang nicht allein von der abnehmenden Lichtintensität bedingt ist, denn auch im Innern des in seinen peripheren Schichten sehr hyalinen Gewebekörpers besteht noch eine relativ ansehnliche Lichtintensität und anderseits tritt der gleiche Übergang ohne wesentliche Verschiebung, höchstens unter Verarmung und schwacher Ausbleichung der typischen Chloroplasten, auch an ganz schwach belichteten Rhizomen ein. Meyer gibt wenigstens für die Übergangsformen an, die grüne Masse liege im Innern, was einen sonst kaum vorkommenden Aufbau des ganzen Korns bedingen würde. Läßt man aber solche Körner vorsichtig in verdünnter KOH verquellen, so platzt das Korn alsbald, der Inhalt entleert sich und verschwindet und es hinterbleibt eine periphere, unregelmäßig grün gefärbte, dünne Hüllschicht, die auch an gefärbten Mikrotompräparaten gut zu erkennen ist, wo sie z. B. bei Hämatoxylinfärbung und entsprechender Differenzierung als feiner, dunkelgranulierter Saum erscheint. Die sehr zahlreichen, sehr kleinen Teilkörner liegen im voll ausgebildeten Korn entweder lose dicht gepackt bzw. die Matrix ist außerordentlich hinfällig; denn zerdrückt man ein Korn, so zerbricht es völlig, man sieht nichts mehr als einen dichten Schwarm in lebhafter Brownscher Molekularbewegegung befindlicher Teilchen. Im Polarisationsmikroskop zeigen die Körner, ihrem Aufbau gemäß, das bekannte Kreuz nicht. Sehr interessant aber ist vor allem, daß auch bezüglich der Art der gebildeten Stärke die Schließzellen ihre physiologische Sonderstellung bewahren. Meyer gibt an, sie allein führten statt der „roten" „blaue" Stärke. Wir konnten nur einen viel geringeren Unterschied feststellen; die Stärke in den Schließzellen färbte sich im Vergleich mit der übrigen deutlich mehr violett, violett-braun statt rein braun oder gelblich braun.

Zur Mykorrhizafrage. Schneidet man ein Rhizom quer so durch, so daß der Wurzelansatz längs getroffen wird, so nimmt man, falls nicht zu junge Teile gewählt wurden, beiderseits des Wurzelbündels bräunlich gefärbte oder hyaline Bezirke wahr, die sich meist eine kurze Strecke in den Wurzelkörper hineinziehen, anderseits unter Anschwellung in das untere Drittel des Rhizoms (Fig. 9). Entsprechende Längsschnitte oder Querschnittserien zeigen, daß es sich um ziemlich scharf abgegrenzte, annähernd einer etwas abgeflachten Keule ähnelnde Gewebekomplexe handelt. Man findet nichts davon an Wurzeln, die eben erst hervortreten, aber sehr selten vermißt man sie an älteren. Bei stärkerer Vergrößerung erblickt man ein sehr eigenartiges Bild (Fig. 10). Die großen Zellen weisen fast sämtlich einen zentralen, großen Klumpen von braungelber oder bräunlicher Färbung und unregel-

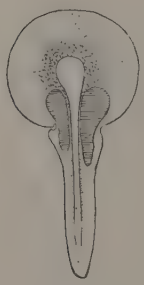


Fig. 9.

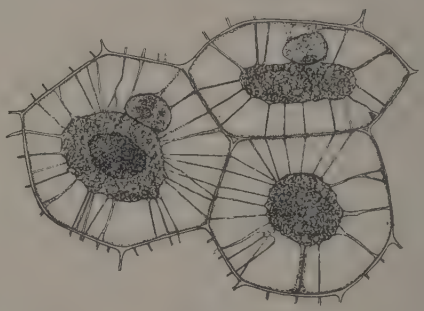


Fig. 10.

mäßig narbiger oder traubiger Oberfläche auf, dem oft der Kern seitlich anliegt und von dem in großer Zahl meist sehr feine Strahlen zur Peripherie der Zellen verlaufen. Verfolgt man deren Verlauf, so sieht man, daß sie offenbar die Zellwand durchsetzen und nach eventuell scharfem Knick an dieser sich gradlinig dem Zentralklumpen der Nachbarzelle zuwenden. Die braune Farbe, der wie geronnen aussehende Ballen in der Mitte und zahlreiche, zuweilen im Zellumen erscheinende kleine, lebhaft bewegliche Körperchen täuschen zunächst das Bild einer abgestorbenen, bereits von Bakterien erfüllten Zelle vor. Dem ist aber nicht so. Jene beweglichen Körperchen sind zum größten Teil die spärlichen Reste zerfallener Stärkekörner; sie färben sich mit Jod braun, ohne ihre Beweglichkeit selbst nach einer Stunde zu verändern. Im übrigen ist wenigstens ein Teil der Zellen am Leben, andere freilich stark geschädigt oder tot. Die Kerne sind nach Mikrotompräparaten mit Heidenhainfärbung sowohl wie nach frischem Material in vielen

dieser Zellen völlig intakt, in anderen zeigen sie bereits Degenerations- und Zerfallserscheinungen. Plasmolyse mit KNO_3 gelingt stets in einem wechselnden Teil der Zellen. Immerhin geht die fragliche Gewebspartie früher zugrunde als die angrenzenden Teile des Rhizoms, die noch völlig gesund sein können, wenn der Wurzelansatz und seine Umgebung bereits völlig aufgelöst sind, wie es an den hintersten Teilen der Rhizome der Fall ist, wo ihre Stelle durch eine scharf abgegrenzte Höhlung markiert ist. Die Wurzel stirbt natürlich ebenfalls dabei ab, ihre vertrockneten Reste hängen in der Höhlung.

Der große Ballen in der Mitte ist ebenso wie ein Teil der Strahlen ein sehr widerstandsfähiges Gebilde. Beim Schneiden fällt ersterer zuweilen als ganzes heraus, die Stümpfe der Strahlen sitzen dann wie abgebrochene starre Stacheln auf seiner Oberfläche. Starke Chemikalien wie konz. KOH bzw. H_2SO_4 verquellen ihn nur sehr langsam. Beim Fixieren mit Flemmingschem Gemisch schwärzt er sich sehr stark, hält sowohl Hämatoxylin wie Gentianaviolett sehr fest, wird mit Jod braun, mit konz. HNO_3 gelblich.

Derartige Zellen bzw. Zellkomplexe treten häufig auch in den unteren Teilen älterer Wurzeln auf, sind aber im Rhizom völlig auf den genannten Bezirk beschränkt. Das stärkereiche Zentralgewebe der Rhizomrinde grenzt entweder unmittelbar oder mit einer schmalen Übergangsschicht an den fraglichen Zellkomplex an, der entweder gar keine Stärke oder nur wenige zerfallene Reste von solcher führt.

Die Entwicklungsgeschichte aufzuklären, war noch nicht möglich, da gegenwärtig alles verfügbare lebende Material, das sich im Ruhezustand nach der Anthese befindet, das gleiche Endstadium zeigt. Es ist aber wohl unzweifelhaft, daß die Ballen Reste verdauter Pilzmassen sind. Zuweilen kann man in ihnen direkt ein unscharfes Gewirr von Strängen usw. sehen. Doch waren auch Stellen zu finden, an denen zwischen den fortgeschrittenen Stadien wenigstens einzelne, von Pilzhyphen aufs dichteste erfüllte Zellen lagen. In anderen Fällen, die freilich selten sind, wird der ganze Raum um einen kleinen, typischen zentralen Ballen von einer dichten Hyphenmasse eingenommen. Wahrscheinlich kommen Bilder, wie Fig. 10 unten, wo ein älterer, dichterer und ein jüngerer, äußerer Teil deutlich zu unterscheiden sind, auf solche Weise zustande. Es dürfte also folgender Entwicklungsgang angenommen werden: Die Zellen werden mit Pilzhyphen erfüllt, die Stärke wird von ihnen verbraucht. Dann setzt unter Kontraktion die Aufarbeitung des Pilzes ein, die Reste werden von dichtem Plasma umgeben. Der Kern liegt diesem meist seitlich an, doch scheint er

zum Teil auch mitten darin zu liegen. Ein wandständiger Plasmabelag bleibt zunächst erhalten, ist aber recht dünn. Die Strahlen sind in ihrer Mehrzahl nichts als Plasmaverbindungen, deren Außenschicht aber sehr verhärtet, vielleicht auch chemisch stark verändert ist. In ihnen kann man zuweilen Körnchenströmung wahrnehmen.

Diese Plasmastrahlen durchsetzen wenigstens mit ihren zentralen Teilen als Plasmodesmen die Zellwand. Plasmolysiert man eine Zelle, so reißen die Strahlen entweder von der Wand ab und werden zerstört oder, und das ist recht häufig, sie bleiben erhalten, das zurückweichende Plasma zieht sich an ihnen entlang, nach innen konvexe Bogen bildend, zurück. Wie die Fig. 10 zeigt, sind nicht alle Strahlen ganz gleichheitlich. An einigen ist ihre Natur als Plasmastränge relativ gut zu erkennen. Zuweilen umgibt eine Röhre von Zytoplasma einen zentralen Strang. Vielfach ist auch der Übergang der peripheren Randteile der Strahlen in das wandständige Plasma deutlich; am Ballen setzen sie anscheinend ganz oberflächlich an.

Pilzhyphen, die von einer Zelle zur andern ziehen, wurden wahrgenommen. Sie gleichen, wie ja auch zu erwarten war, den Plasmastrahlen weitgehend, wenn sie schon im fortgeschrittenen Abbau begriffen sind. Chitinreaktionen ergeben bisher aus verschiedenen Gründen nur unsichere Resultate.

Im Ganzen handelt es sich also um ein scharfbegrenztes Pilzwirts- bzw. Verdauungsorgan, wenn man will, ein Myzetom. Volle Sicherheit und vor allem Einzelheiten der Entwicklung und Physiologie kann erst die bereits in Angriff genommene experimentelle Untersuchung liefern.

Blüten: Über die eigenartigen asymmetrischen „Drehblüten" haben Goebel und Hirmer berichtet, worauf hier verwiesen sei. Fig. 11 zeigt eine Blüte der von uns beobachteten Pflanzen senkrecht von vorne. Man sieht, daß die Asymmetrie zustande kommt, durch schwache Drehung des Helms, sehr starke des Gymnostemiums an seiner Basis, während es im übrigen bis auf die Spitze des Rostellums ziemlich symmetrisch ist. Das Labellum anderseits ist ebenfalls sehr stark gedreht und zwar entgegengesetzt dem Gymnostenium. Es fragt sich, wann diese Asymmetrie zuerst wahrzunehmen ist.

Die Untersuchung von Knospen, selbst von solchen, die bereits einige Millimeter Länge erreicht haben, ergibt fast völlige Symmetrie. Das Labellum, dessen Flügel noch kahnförmig um die Rostellumspitze geschlagen sind, zeigt von unten her gesehen nur ganz schwache asymmetrische Krümmung. Um ein Bild zu gebrauchen, ähnelt das Labellum mit dem kurzen, gedoppelten Sporn von unten außerordentlich der

Rückenfläche eines menschlichen Torsos bei schwacher Verkrümmung der Wirbelsäule. In diesem und noch wesentlich jüngeren Stadien ist aber die Rostellumspitze schon völlig asymmetrisch. Der Rostellumklebkörper sitzt völlig einseitig, nicht terminal, schon seine Anlage ist asymmetrisch.

Es war von Interesse, zu beobachten, wie sich die Blüten auf der horizontalen Klinostatachse verhalten würden. Es wurden Blütestände, nachdem die untersten Blüten eben aufgegangen (das Aufblühen erfolgt ziemlich allmählich in etwa 2 Wochen nach oben hin) abgeschnitten, und, in Wassergefäße gesteckt, im Gewächshaus rotiert. Es zeigte sich, daß nunmehr die Resupinationsdrehung alsbald innehielt. Halb resupinierte Blüten behielten diese Stellung dauernd bei. Im Gegensatz dazu war die Entfaltung der Knospen nicht gehemmt, ebensowenig die Drehung von Gymnostemium und Labellum. Die im Knospen-

Fig. 11.

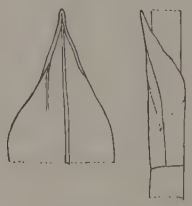


Fig. 12.

zustand aufgeblühten Blüten waren mithin der Form nach genau so wie die normalen, nur um 180° gedreht. Es wäre zweifellos sicherer, nicht abgeschnittene Blütenstände, sondern die ganzen Pflanzen zu rotieren. Das war nicht möglich, doch zeigten abgeschnittene und aufrecht in Wasser gestellte Blütenstände, daß jedenfalls in der ersten Woche keine wesentliche Störung des Aufblühens eintrat.

Seit Goebels Vorgang sind wir gewohnt, Asymmetrie eines Teils mit Asymmetrie an anderen Teilen der Pflanze in Beziehung zu setzen. Die Blätter von Haemaria sind schwach asymmetrisch, werden am Vegetationspunkt nach $^2/_5$ Stellung angelegt und besitzen schon in sehr frühem Zustand schwache Asymmetrie im Querschnitt. Die Hochblätter am Stengel des Blütenstandes sind ausgesprochen asymmetrisch. In einem Fall z. B. (Fig. 12) war der Blattansatz schief, die kathodische Blatthälfte etwas breiter als die anodische und erstere allein hatte ein schwaches Gefäßbündel (neben dem Medianbündel) aufzuweisen, das

aber von der Blattspitze herabziehend, nicht einmal die Basis erreichte, sondern immer schwächer wurde, schießlich aus einem einzigen Gefäß mit sehr engen Ringverdickungen bestand und dann mit einigen langgestreckten Zellen endete. Geringere Asymmetrie besitzen die meisten Hochblätter und Tragblätter der Blüten. Die Blütenstandsachse selbst erwies sich bei allen untersuchten Blütenständen (6) als im Gegensinn der Blattspirale tordiert, so daß die Orthostichen der Blütenansätze schräg gewunden verlaufen. In zwei von drei genau untersuchten Fällen war auch bezüglich der Torsionsrichtung der Fruchtknoten eine Regelmäßigkeit zu finden, im dritten weniger ausgesprochen. Man konnte nämlich den Blütenstand durch eine durch die Achse gehende Ebene in zwei Hälften zerlegen, in deren jeder die Fruchtknoten gleichsinnig und entgegengesetzt zu denen der anderen Hälfte tordiert waren. Vermutlich kommt diese Regelmäßigkeit durch nicht genau senkrechte Stellung der Infloreszenz bei der Anlage zustande. Bei vielen Orchideen mit geneigten Blütenstandsachsen läßt sich ja leicht feststellen, daß die Resupination in dem Drehungssinn erfolgt, daß die Endlage auf dem kürzesten Wege erreicht wird.

Asymmetrie findet man also im Aufbau der ganzen Pflanze, nicht nur in der Blüte. In dieser hat die Asymmetrie des Baues zur Folge, daß (im homogenen Schwerkraftfeld) eine asymmetrische Drehbewegung induziert werden kann, die bis zu einer bestimmten Endstellung fortschreitet.

Die biologische Bedeutung der eigenartigen Umformung der Blüte ist unklar und könnte nur in der Heimat ermittelt werden. Doch sei auf folgendes hingewiesen. Würde eine Theorie, die aus irgendeinem Grunde Verhinderung der Bestäubung als wünschenswert ansieht, nach Beispielen suchen, Haemaria discolor wäre ihr sicher nicht entgangen. Der Anflugplatz, das Labellum, ist von seiner normalen Stellung weggedreht, die Plattform am vorderen Ende beinahe senkrecht gestellt. Die Rostellumspitze ist durch entgegengesetzte Drehung möglichst weit davon entfernt, nach Möglichkeit in den freien Raum vorgeschoben. Ferner ist durch einen nach oben übergreifenden Wall, die dem Labellum zugewendeten Seite der Rostellumrinne, der Klebkörper möglichst vor Erreichbarkeit von der Labellumseite geschützt und damit auch das Ende der Pollinien, die in jener geschützten Rinne an den Klebkörper schraubig gebogen herantreten. Der Zugang bzw. der Klebkörper sind also diametral dem Hauptteil der Blütenhülle entgegengesetzt angeordnet. Und wie schließlich ein Insekt, daß trotzdem mit den Pollinien abzog, die letzteren auf die Narbe einer anderen Blüte bringt, ist auch nicht

recht ersichtlich. Doch kann über die wirklichen Vorgänge um so weniger Sicheres gesagt werden, als sich die Insekten ebensowenig wie die Blüten nach einem bestimmten Schema verhalten werden. Wie sich die eventuellen Besucher an der asymmetrischen Blüte von Haemaria discolor benehmen und welches der Erfolg ist, wäre zu untersuchen von großem Interesse.

Literatur.

Goebel, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanze. 2. Aufl. Jena 1924.
Hirmer, Beiträge zur Organographie der Orchideenblüten. Flora, Bd. 113, 1920.
Meyer, A., Über Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben. Ber. d. bot. Ges., Bd. 4, 1886.

Die Entwicklung der Primärblätter bei Hedera helix L. I.

Von **Friedrich Tobler.**

Mit 17 Abbildungen im Text.

Bei Beschreibung der Unterschiede von Jugend- und Folgeform der Blätter von Hedera helix L. wird nicht selten angegeben, daß — abgesehen von der verschiedenen Blattstellung, der zweizeiligen an den plagiotropen Jugendsprossen und der spiraligen bei den radiären Blühsprossen — die ersten Blätter der Jugendsprosse in ihrer Form denen der Blühsprosse gleichen (Buchenau 1864, S. 236, Goebel 1913, S. 393). Diesen Angaben gegenüber habe ich bereits (Tobler 1912, S. 106 f.) darauf aufmerksam gemacht, daß das jedenfalls nicht durchgehend der Fall ist, vielmehr mir in ausgedehnten Aussaaten zahlreiche Blätter von der gewöhnlichen Jugendform als erste nach den Keimblättern begegnet sind. Solche habe ich auch dargestellt in einigen Entwicklungsfolgen über 4 Monate des ersten Jahres der Keimpflanzen. (a. a. O. Fig. 50.) Es hat dann aber Karsten (1913, S. 223) mitgeteilt, daß er „bei zahlreichen Aussaaten niemals die von Tobler erwähnten gelappten Primärblätter habe beobachten können".

Erneute Aussaaten und Beobachtungen 1924—1926 haben mir nun den Schlüssel zur Aufklärung dieses Widerspruchs gegeben und zugleich einige neue Tatsachen hinsichtlich des Entwicklungsganges aufgedeckt, die hier mitgeteilt seien. Im wesentlichen liegt die Sache so, daß die Primärblätter teils sofort die gelappte Form zeigen, teils im Laufe ihrer Entwicklung und zwar unerwartet spät in diese überzugehen imstande sind. Darum vermag eine zu frühe oder nicht hinreichend lang fortgesetzte Beobachtung irre zu führen und abweichende Angaben zu bewirken.

Auch die Entwicklung der Keimblätter des Efeus ist, wie hier eingeschaltet sei, eine sehr lang andauernde. Sie wachsen bis ins dritte Jahr und erreichen erhebliche Größen, sofern sie erhalten bleiben, was unter günstigen Umständen in der Kultur wie in der Natur oft der Fall ist. Bei der Entwicklung der Primärblätter zur lappigen Form spielt ein wenig die Rasse (gärtnerische Form) der Pflanze mit.

Ich bin daher bei allen Versuchen und Aufzuchten von Samen einer Pflanze, gesondert zu Gruppen aus einer Frucht und aus einem Fruchtstand, ausgegangen. Die Rassenmerkmale der Blätter, wie sie in den Gartenformen als bekannt vorliegen, sind an den fruchtenden Exemplaren natürlich nicht mehr zu sehen, aber im Laufe der zweijährigen Beobachtung von Keimpflanzen entwickeln sich die den Primärblättern

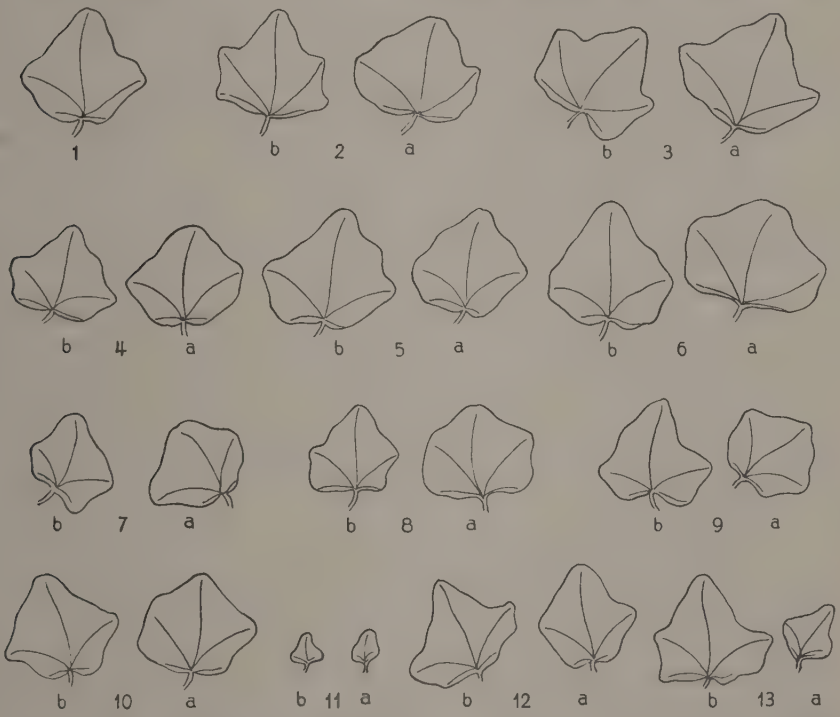


Fig. 1—13. Primärblätter von Hedera helix L. im zweiten Jahre. Von jedem Blattpaar ist a das tiefer, b das höher stehende. Im übrigen vgl. Text. $^2/_3$ natürl. Größe.

folgenden der Jugendsprosse (Ranken) längst zahlreich soweit, daß z. B. erkannt werden kann, ob es sich um eine tief oder wenig tief eingeschnittene Blattform handelt (z. B. Typus „sagittifolia“ oder dgl). Das ist deshalb von Wichtigkeit, weil nachträglich auch bei den Primärblättern und ihrer Entwicklung solche Kennzeichen auftreten. Die Primärblattentwicklung ist stärker zur Lappenbildung geneigt bei den Formen, deren weitere Jugendblätter stärker gelappt oder tiefer eingeschnitten sind.

Unter Beifügung von Abbildungen (1—13) gebe ich zunächst einige herausgegriffene Beispiele aus Kulturen von Samen der Ernte 1924, ausgesät April 1925, so wie sie heute (Juni 1926) stehen:

I. Gruppe von Keimlingen einer Pflanze: Daraus
   1. Keimblätter gegen 2 cm lang, 1,5 cm breit gut erhalten. Das tiefere der beiden Primärblätter ist abgefallen, das andere gut lappig entwickelt (Fig. 1). Die späteren Jugendblätter des Rankensprosses sind ziemlich tief eingeschnitten.
   2. Andere Exemplare (Fig. 2—4). Diejenigen Keimlinge, die die stärkste Entwicklung des Sprosses erfahren haben (z. B. bis 40 cm Länge) zeigen verhältnismäßiges Zurückbleiben der Primärblätter in Größe und Form gegenüber den Kümmerlicheren, woraus auf eine gewisse Begrenzung des Wachstums der Primärblätter geschlossen werden kann.

II. Gruppe von vier Keimlingen einer Frucht, in kleinem Topf (der Aussaat) beisammen, mangelhaft ernährt!
   1. Keimblätter im Absterben, über 2 cm lang, 1,5 cm breit. Das tiefer stehende Primärblatt abgerundet dreieckig, das höhere lappiger, Spitze schon ausgezogen, Fläche wellig (Fig. 5)
   2. (Größtes Exemplar dieser Gruppe!) Ein Keimblatt abgefallen; das tiefere Primärblatt ausgesprochen dreilappig, aber breit, da shöhere schon zur Spitze ausgezogen und im Beginn der Lappenbildung (Fig. 6).
   3. (Kleineres Exemplar als 1. und 2.) Keimblätter mäßig groß und im Absterben, das tiefere Primärblatt unsymmetrisch gelappt, noch wenig zugespitzt, das höhere etwas mehr zugespitzt, stark mißbildet (Fig. 7).
   4. (noch dürftiger als 3.) Keimblätter absterbend. Das tiefere der Primärblätter breit, das höhere kleiner, doch zugespitzt und lappig (Fig. 8).

III. Gruppe von drei Keimlingen einer Frucht, in kleinem Topf sehr dürftig.
   1. Keimblätter sehr groß (2:1,5 cm), tieferes Primärblatt etwas zugespitzt und uneben zu Lappen auswachsend, das höhere ausgesprochen dreilappig (Fig. 9).
   2. Keimblätter sehr klein, vergehend. Tieferes Primärblatt breit, noch wenig lappig. Höheres etwas in der Mitte auswachsend (Fig. 10).
   3. Keimblätter klein, aber gut erhalten (0,8:0,6 cm). Tieferes Primärblatt klein, aber schon schwach dreilappig, höheres stärker (Fig. 11).

IV. Gruppe von zwei Keimlingen einer Frucht, bis jetzt dürftig in einem kleinen Topf.

1. Keimblätter gut erhalten (1,8×1,3 cm). Tieferes Primärblatt schwach dreilappig, etwas unregelmäßig, Spitze auswachsend, Spreite uneben; höheres ausgesprochen dreilappig, gut entwickelt (Fig. 12). (Spätere Blätter wenig tief eingeschnittene Form zeigend!)
2. Keimblätter kleiner (Pflanzen kleiner als 1). Tieferes Primärblatt mißbildet, ziemlich klein, etwas zugespitzt, einseitig lappig; höheres ausgesprochen dreilappig, vollkommen entwickelt. Spätere Blätter wie bei 1! (Fig. 13).

Als Ergebnis dieser ganzen Beispiele ist zunächst zu verzeichnen, daß die beiden ersten Blätter die Entwicklung zur typischen Jugendblattform nehmen können, daß das höhere (jüngere) unabhängig vom Umfang dabei aber vorangeht. Beobachtet

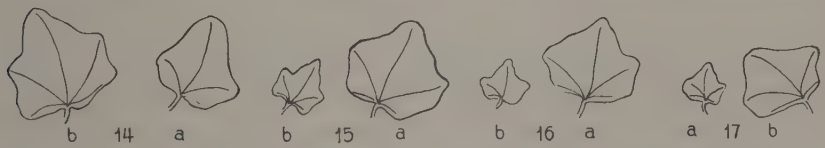


Fig. 14—17. Primärblätter von Hedera helix L. im ersten Jahre. Von jedem Blattpaar ist a das tiefer, b das höher stehende. Im übrigen vgl. Text. $^2/_3$ natürl. Größe.

man daher Pflanzen im ersten Jahre, so ist das zweite, kleinere der beiden Blätter sehr viel stärker gelappt (Fig. 14—16); im zweiten Jahre dagegen sind sie meist etwa gleich groß und auch das andere mehr oder weniger gelappt.

Nach diesen Beispielen ist sowohl klar, wie die Ansicht entstehen und sich halten konnte, daß die jugendlichen Blätter („die ersten, die bei der Keimung auftreten", Goebel 1913, S. 393) denen der Folgeform (den orthotropen Sprossen) gleichen, also auch, wie sich selbst aus diesen, eine Zeitlang so geformten, später doch gelappte der typischen Jugendform entwickeln. Im allgemeinen mag es gelten, daß die 3—5 lappigen Blätter erst im zweiten Jahre auftreten, aber nicht allein als neue im zweiten Jahr gebildete, sondern auch durch Umbildung aus im ersten Jahre entstandenen.

Wenn Goebel (1922, S. 403 f.) vorführt, daß bei Hedera die Jugendform die durch Anpassung veränderte gegenüber der Folgeform sei, so belegen auch meine Beobachtungen der nachträglichen Veränderung der Primärblätter das durchaus. Nachdem zuerst eine der

Folgeform ähnliche Bildung erreicht ist, setzt später örtlich und an bestimmter Stelle Wachstum der vorher gehemmten Spreite ein und entstehen so die Lappen. Es ist dabei völlig im Einklang mit anderen Verhältnissen, daß die Spitze den Beginn mit dem neuen Wachstum macht, die seitlichen Zipfel ihr folgen. (Goebel 1922, S. 333 f.). Dies Verhalten gilt allgemein, doch steht daneben eine bemerkenswerte Abhängigkeit des Ablaufs der Erscheinung von folgenden Umständen fest:

1. Rassen mit stärkerer Zerteilung der Blattspreite (Ausdruck in der entwickelten Form des Jugendblattes gesehen!), z. B. „sagittifolia" Typen lassen stärkere, frühere Entwicklung der Lappen erkennen.

2. Der Grad des Wachstums bringt eine gewisse Verschiebung insofern, als dürftig entwickelte, meist auch an Gesamtblattzahl im zweiten Jahre zurückstehende Individuen weniger auffallend und später zur Lappenbildung schreiten.

Die letztere Tatsache ist der Grund dafür, daß auch ein Schwanken in der erwähnten Entwicklung selbst noch möglich ist: es wurden Fälle beobachtet, in denen recht frühzeitig eine Lappenbildung erfolgte, dann stehen blieb, so daß Annäherung an die Folgeform einzutreten schien, aber später wieder örtliche Ungleichmäßigkeit und deutlichere Lappenbildung einsetzte. Solche Fälle sind es, wie ich sie früher (1912, S. 107, Fig. 50) vorgestellt habe. Auch Goebel hat (1908, S. 81) einen Einfluß der Ernährung auf die Entwicklung in Einzelfällen von Abweichung der Blattform bei Hedera angenommen. Durch meine Angaben in den obigen Protokollen wird einigermaßen solcher Einfluß tatsächlich glaubhaft gemacht.

Weiterer Untersuchung wird die experimentelle Beeinflussung durch Ernährung und die Einzelheiten der Wachstumsvorgänge in der Spreite, ihre Hemmung und Auslösung, vorbehalten sein.

Dresden, Botanisches Institut der Techn. Hochschule, den 16. Juli 1926.

Literatur.

Buchenau, F. Zur Morphologie von Hedera helia. Bot. Ztg. 1864, 236.

Goebel, K. Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. I (Jena 1913), III (1922).

—, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen (Leipzig 1908).

Karsten, G. Biologie der Pflanzen. In: Nußbaum-Karsten-Weber, Lehrbuch der Biologie. 2. Aufl. 1913.

Tobler, F. Die Gattung Hedera. Studien über Gestalt und Leben des Efeus, seine Arten und Geschichte. (Jena 1912).

Morphologische und biologische Bemerkungen.

32. Induzierte Dorsiventralität bei Flechten.

Von K. Goebel.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Die funktionellen Beziehungen der Gestaltung des Flechtenthallus zum Lichte sind so klar, daß oft darauf hingewiesen wurde.

Anders verhielt es sich aber mit der experimentellen Prüfung der Fragen: Ist die bedeutende Flächenentwicklung, (z. B. bei den Laubflechten) unmittelbar bedingt durch die Lichtwirkung und wenn, wie findet diese statt? Ist es die Alge, welche den Pilz dazu veranlaßt, oder wird etwa der letztere selbst in seinem Wachstum durch das Licht beeinflußt? Und wie verhält es sich mit der bei den meisten Flechtenthallis auffällig hervortretenden Dorsiventralität? Ist diese eine stabile oder eine labile? Kann etwa auch die Unterseite des Thallus zur Oberseite werden, ähnlich wie wir dies z. B. bei Farnprothallien und Orchideenluftwurzeln[1]) herbeiführen können?

Der Beantwortung dieser und anderer Fragen steht die Schwierigkeit entgegen, daß es nicht leicht ist, Flechten längere Zeit zu kultivieren, und daß die meisten außerdem, soweit wir wissen, verhältnismäßig langsam wachsen. Die wenigen in der Literatur angeführten Versuche in dieser Richtung sind demzufolge auch nicht recht eindeutig ausgefallen. Sie sollen unten erwähnt werden. Es ist deshalb vielleicht nicht ohne Interesse, wenn ich auf zwei von der Natur selbst ausgeführte Versuche kurz hinweise, die zeigen, daß Dorsiventralität am Flechtenthallus unmittelbar durch Außenfaktoren induziert und die bestehende umgekehrt werden kann.

1. Bei Madonna di Campiglio (in etwa 1700 m Höhe) beobachtete ich üppige Exemplare von Peltigera aphthosa, die reichlich fruchteten.

---

1) Vgl. Goebel, Induzierte und autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln. Biol. Zentralbl. 35 (1915), S. 203. Daselbst weitere Literatur.

Bekanntlich erhebt sich bei Peltigera der Thalluslappen, welcher das Apothezium auf seiner Oberfläche trägt durch stärkeres Wachstum der Thallusunterseite und rollt dabei seine Ränder nach unten ein (Fig. 1.). Bei der genannten Peltigera-Art war die Apotheziumscheibe im Jugendzustand auf ihrem Träger so angebracht, daß sie durch die Einkrümmung des tragenden Thalluslappens nach unten gekehrt war. Die Unterseite des Thallus (unterhalb des Apotheziums) sieht deshalb nach oben. Später richtet sich die Apothezienscheibe mehr auf, so daß sie schließlich vertikal steht (Fig. 1, 3). Das Apothezium selbst ist zunächst von einer weißen Haut bedeckt, die später zerreißt und dadurch die braune, manchmal 1,5 cm Breitendurchmesser erreichende Hymeniumfläche

Fig. 1. Peltigera aphthosa. 1 Thallus mit zwei jungen Apothezien von oben. Die letzteren sind mit der Hymeniumfläche nach unten gebogen. Diese ist deshalb nicht sichtbar. 2 Thalluslappen mit Apothezium von hinten. 1 und 2 $^2/_3$ nat. Gr. 3 Thallusstück mit älteren Apothezien, das mittlere von der Rückseite (es war durch Verletzung abgedreht; normal sind alle Apothezien gleich gerichtet). 4 Thalluslappen mit altem Apothezium, dessen Unterseite ergrünt ist, von hinten. $^4/_3$ nat. Gr. Die Punkte auf dem Thallus bedeuten in Fig. 1 u. 3 Cephalodien.

frei legt. Der Rest der sie ursprünglich umschließenden Haut erscheint als weiße Umrandung. Diese großen auf einem, manchmal 2 cm langen Stiel stehenden Apothezien sehen sehr eigenartig aus! Am merkwürdigsten ist aber ihre Rückseite, die ja der Thallusunterseite angehört, welche selbstverständlich sonst keinerlei Algenzellen aufweist. Sieht man aber diese frei dem Lichte ausgesetzte Unterseite näher an, so sieht man, daß sie grün ist. Zwar ist die grüne Färbung nicht so gleichmäßig wie an der Oberseite des vegetativen Thallus. Die Apothezienunterseite erscheint meist etwas runzelig (Fig. 1, 4), und zum Teil in einzelne Schollen abgeteilt, die durch nicht grüne Teile

getrennt sind. Aber wenn man Schnitte macht, sieht man, daß nicht etwa nur ein Algenanflug vorliegt. Sondern es ist eine richtige Rinde nach außen hin vorhanden, die ganz der an der Thallusoberseite vorhandenen entspricht, wenn sie auch dünner ist, als diese. Außen bemerkt man locker gefügte Hyphen mit dunkel gefärbten Wänden. Ein solcher Schnitt (Fig. 2, II) zeigt dann folgende Schichten: Außen die Quellrinde (*R* Fig. 2, II), darunter Algen (*A*), Lufthyphenschicht mit Flechtensäureausscheidungen (L_1 Fig. 2, II), lockere Hyphen-

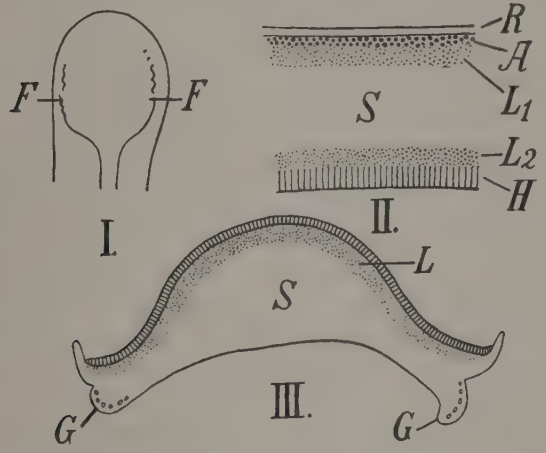


Fig. 2. Peltigera aphthosa. I Apothezium von hinten mit grünen sich in einzelne Gruppen auflösenden Fortsätzen *F* des eingeschlagenen Randes. II Querschnitt durch ein Apothezium mit ergrünter (nach oben gerichteter) Unterseite, *R* Rinde, *A* Algenschicht, L_1 Lufthyphenschicht, *S* Saugrinde, L_2 Lufthyphenschicht unter dem Hymenium *H*. III Querschnitt durch ein Apothezium, das nicht auf der Unterseite von Algen besiedelt wurde. *G* grüne Leisten (entsprechend *F* in Fig. 2, I), *S* Saugrinde. Oben das Hymenium durch Schraffierung angedeutet.

schicht ohne Ausscheidungen (*S*), Lufthyphenschicht mit Flechtensäureausscheidungen (L_2 Fig. 2, II) Hymenium (*H*).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die dem Lichte zugekehrte Unterseite des Thallus hier den Bau der Oberseite angenommen hat, daß also die Dorsiventralität unter dem Einfluß des Lichtes hier umgekehrt wird (nur kann natürlich das Hymenium nicht den Bau der Unterseite annehmen). — Die Frage liegt nun nahe: Woher kommen die Algen, welche die Veränderung der Unterseite zur (anatomischen) Oberseite bedingen? Sie können entweder aus dem Thallus kommen oder „angeflogen“ sein. Was zutrifft kann ich nicht ent-

scheiden. Schon bei den jüngsten beobachteten Apothezien waren auf der (nach oben zugekehrten) Unterseite grüne Schollen vorhanden, nur noch weniger zusammenhängend als an älteren.

Es fragt sich ferner, ob das beschriebene Vorkommnis ein vereinzeltes oder ein regelmäßig, oder wenigstens öfters eintretendes ist. Ich prüfte deshalb die Peltigera aphthosa in den bayrischen Bergen, namentlich im Wettersteingebirge. Im Schachengarten bei Partenkirchen (1867 m) z. B. ist P. aphthosa häufig und bildet dort Thalli, die zuweilen über 4 cm breit werden. Zunächst zeigt sich, daß die Ausbildung der die Apothezium tragenden Thalluslappen (auch abgesehen von ihrer verschiedenen Größe), nicht überall dieselbe ist. Bei manchen gehen von den eingebogenen Rändern aus noch schmale, grüne Steifen auf die Unterseite der Apothezien (Fig. 2, I *F*), die manchmal in einzelne, warzenförmige Teile getrennt sind, selten an der Spitze sich bogenförmig vereinigen. Bei anderen fehlen diese Streifen. Mit anderen Worten, das Apothezium nimmt im letzteren Falle die ganze Breite eines verschmälerten Thalluslappens in Anspruch, im ersteren bleibt (wenigstens nach hinten) ein schmaler Rand übrig.

Man könnte annehmen, daß die Algen, welche auf die Unterseite gelangen, von diesen grünen Rändern herstammen, von denen sie im Innern des Thallus in die Saugrinde verschoben werden. Dann müßte aber die Besiedelung der vorher algenfreien Unterseite doch wohl annähernd gleichmäßig von den Rändern her erfolgen, was ich nicht beobachten konnte.

Das Ergrünen der Unterseite fand auch bei den im Wettersteingebirge untersuchten Exemplaren von Peltigera aphthosa statt. Aber keineswegs an allen. An denen, die sie nicht zeigten, ergibt ein Querschnitt durch das Apothezium folgenden Bau (Fig. 2, II): Hymenium, darunter Lufthyphenschicht (*L*), dann eine umfangreiche Saugrinde[1]) (*S* Fig. 2), die Wasser kapillar ansaugt und, da sie natürlich in Verbindung mit der übrigen Saugrinde der Thallusunterseite steht, trotz der Aufrichtung der Lappen die Wasserversorgung des Apotheziums aus dem Substrat ermöglicht. Nicht selten traf ich auf der Thallusunterseite unterhalb der Apotheziumscheibe einzelne grüne Flecke, an denen auch Rindenbildung eingetreten war.

Wenn manche Apothezienunterseiten nicht ergrünen, so beruht das jedenfalls auf dem Mangel an Algenzellen — veranlaßt wohl da-

1) Vgl. Goebel, Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, XXXVI (1926), S. 16 u. 46.

durch, daß keine von außen auf die Thallusunterseite gelangten. Es ist das also ein weiterer Grund für die Annahme, daß die Algenzellen (wenigstens der Hauptsache nach) von außen auf die Apotheziumunterseite gelangen. Wenn man bedenkt, daß die Podetien der Cladonien auch mit Algen besiedelt sind, welche von außen in sie gelangt sind[1]), so wird man einen ähnlichen Vorgang auch bei den aufgerichteten Apothezien von Peltigera für wahrscheinlich halten — wenn auch die andere oben angedeutete Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist. Für die hier gestellte Frage ist das aber nicht von ausschlaggebender Bedeutung. Denn woher auch die Algen stammen mögen: jedenfalls sehen wir, daß wenn sie auf die dem Lichte ausgesetzte Thallusunterseite gelangen, diese den Bau der Thallusoberseite annehmen kann, daß also die Dorsiventralität des Flechtenthallus umkehrbar ist.

Die dabei stattfindende Änderung im Thallusbau scheint mir auch noch aus einem anderen Grund von erheblicher Bedeutung für unsere Auffassung des gegenseitigen Verhältnisses von Algen und Pilzhyphen im Flechtenthallus. Wir sehen, daß wenn Algen auf die Thallusunterseite gelangen, sie die Hyphen der lockeren Saugrinde in andere Entwicklungsbahnen lenken. Sie veranlassen sie, nicht nur eine festgefügte, „pseudoparenchymatische" Rinde, sondern auch durch Ausscheidung von Flechtensäuren eine neue „Luftschicht" zu bilden. Es geht daraus hervor, daß die Ausscheidung von Flechtensäuren, welche, wie a. a. O. nachgewiesen wurde, die Unbenetzbarkeit der Lufthyphen bedingt durch die Algen hervorgerufen wird, daß also die innere Atmosphäre, in welcher die Algen leben, auf die Einwirkung dieser letzteren selbst zurückzuführen ist (vgl. a. O. S. 10). Wo eine solche sich nicht findet, wie bei vielen homoeomeren Flechten, handelt es sich um Cyanophyceen die, auch wenn sie frei leben, ebenso wie im Flechtenthallus von leicht quellenden gelatinösen Hüllen umgeben sind.

---

1) Vgl. z. B. Krabbe, Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia. Leipzig 1891, S. 116. Krabbe ist geneigt, anzunehmen, daß es sich bei Cladonia „in allen Fällen, wo Gonidien im peripherischen Teil des Fruchtkörpergewebes zur Beobachtung gelangen, um Soredienenflüge handelt" (a. a. O. S. 118). Andere Autoren, wie Wainio, nehmen an, daß die Algenzellen der Podetien aus dem Thallus stammen. Wainio, Monographia Cladoniarum, P. III (1897), p. 24. „Vers la surface de la couche médullaire extérieure, il se forme une zone gonidiale soit continue, soit en forme de taches isolées. Dans le cas où j'ai pu observer sa naissance, elle procède des gonidies peu nombreuses que le podétion primordial a entrainées de la zone gonidiale du thalle primaire."

Man könnte gegen die Auffassung, daß die Bildung von Lufthyphen durch die Algen bedingt wird, anführen, daß eine Luftschicht auch unter dem Hymenium sich finde. Aber diese ist ja nur die Fortsetzung der unter der Algenschicht befindlichen und es scheint mir deshalb ihr Vorhandensein kein Grund gegen die oben dargelegte Beziehung zu sein. Außerdem findet man in dieser Luftschicht unter dem Hymenium bei manchen Flechten auch Algenzellen; bei Peltigera aphthosa konnte ich solche nicht nachweisen. Ob sie in jugendlichen Entwicklungsstadien des Apotheziums vorhanden sind, bleibt zu untersuchen.

Zu erwähnen sind hier noch die Versuche von Strato[1]). An umgekehrt der Unterlage aufliegenden Thallusstücken ergab sich insofern eine „Umkehrung", als auf der nach unten liegenden Seite Rhizinen auftraten und neu am Rande gebildete Läppchen erwiesen sich als umgekehrt in der Ausbildung der Thallusschichten. Das sind aber Neubildungen, die sich mit der oben beschriebenen Umkehrung der Dorsiventralität des Thallus nicht ohne weiteres vergleichen lassen — ganz abgesehen davon, daß die Möglichkeit einer Torsion nicht ausgeschlossen erscheint. Ob dabei Licht oder Feuchtigkeit den Hauptreiz abgeben, haben die Versuche nicht eindeutig feststellen lassen[2]). Der oben beschriebene von der Natur ausgeführte Versuch zeigt meiner Ansicht nach, daß die Ausbildung einer assimilierende Oberseite des Thallus durch das Licht bestimmt wird. Daß die Feuchtigkeit auf die Entwicklung der Rhizinen von Einfluß sein kann, soll nicht bestritten werden. Indes wird dieser nur ein sekundärer sein, d. h. ein die Entwicklung fördernder aber nicht bestimmender — wie man denn die Entwicklung der am abstehenden Thallus von Stictaarten rudimentärbleibenden Rhizinen dadurch fördern kann, daß man den Thallus auf feuchtem Substrat kultiviert[3]).

Beim Eintrocknen biegen sich vielfach die Thallusränder von Peltigera canina so über, daß die Unterseite beleuchtet wird. Daß man in diesem Fall nicht wie bei den Apothezienträgern eine Umkehr der Dorsiventralität erwarten kann, ist schon deshalb klar, weil im trockenen Zustand das Leben des Thallus so gut wie ganz ruht, also

---

1) Cl. Strato, Über Wachstum und Regeneration des Thallus von Peltigera canina. Herausgeg. mit Beiträgen von F. Tobler, Hedwigia LXIII, 1921.

2) Tobler, Biologie der Flechten (1925), S. 120.

3) Goebel, a. a. O. Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, XXXVI (1926), S. 61.

auch keine morphogenetischen Veränderungen vor sich gehen können. Auch kommt für die Cyanophyceen im Thallus von P. canina wohl eine Verbreitung durch die Luft weniger in Betracht als für die kleinen, einzelligen Chlorophyceen, welche im Thallus von P. aphthosa leben und sich, wie es scheint, durch große Lebenszähigkeit auszeichnen, so daß sie auch nach dem Absterben des Thallus noch weiter leben und beim Eintrocknen der Oberfläche des Substrates durch Luftströmungen verbreitet werden können. Soredien habe ich bei P. aphthosa nie wahrgenommen.

Die Nostoc im Thallus von P. canina wird sich wohl hauptsächlich durch Hormogonien — also mehr im Wasser als in der Luft verbreiten.

Außerdem wird auch in Betracht kommen, daß die Einbiegung des Thallus von P. canina in der Trockenheit kürzere Zeit dauert als die der apothezientragenden Thalluslappen. Freilich sind wir über deren Entwicklungsdauer nicht unterrichtet — aber die Annahme, daß sie eine lange ist, dürfte schon nach der allmählichen Vergrößerung der Apothezien zu urteilen berechtigt sein. Übrigens ist auch nicht ausgeschlossen, daß an einem mit Algenschicht versehenen Thallus die Umkehr schwieriger erfolgt als bei einem apothezientragenden, obwohl ja auch dieser, wie wir sahen, einen ausgeprägt dorsiventralen Bau besitzt.

2. Die Cladonia-Podetien sind bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß sie (abgesehen von ihrer Bedeutung als Träger von Apothezien) als Assimilationsorgane dienen, da sie regelmäßig mit Algen (bzw. „Soredien") besiedelt werden. Sie unterscheiden sich von dem dem Substrat angeschmiegten Thallus ja namentlich dadurch, daß sie negativ geotropisch emporwachsen, wie man sich namentlich dann leicht überzeugen kann, wenn sie auf einem vertikal stehenden Substrat wachsen, z. B. einem alten Baumstumpf. Die Aufwärtskrümmung der Podetien tritt dann z. B. bei Cl. pyxidata ohne weiteres hervor. Gewöhnlich betrachtet man alle diese Podetien als radiäre Organe und das tritt hier auch bei Formen wie Cl. verticillaris u. a. schon äußerlich deutlich hervor.

Manche dieser Podetien bilden blättchenartige Auswüchse, wie sie Krabbe z. B. von Cladonia decorticata (a. a. O. Taf. IX, Fig. 25), Cl. coccifera (a. a. O. Taf. X, Fig. 12, 13), und Cl. squamosa (a. a. O. Taf. XI, Fig. 5) abgebildet hat. Auch diese Formen aber sind aufrecht und radiär, die Blättchen stehen demgemäß alle so, daß sie ihre grüne Oberseite nach oben kehren, die helle Unterseite nach unten.

Daß es auch dorsiventrale Podetien gibt, die in ihrem äußeren Aussehen einigermaßen beblätterten Lebermoosen gleichen, war mir nicht bekannt, bis ich solche an dem für die oben beschriebene Peltigera angeführten Standorte fand. Es handelt sich um die weitverbreitete und vielförmige Clad. furcata, die ähnliche Formen übrigens auch im bayrischen Gebirge bildet. In der Literatur (soweit ich sie vergleichen konnte) fand ich keinen Hinweis auf diese dorsiventralen Formen. Die blättchentragenden werden als „var. squamulosa" bezeichnet Diese beblätterten Podetien wuchsen nicht aufrecht, sondern geneigt auf dem Waldboden. Ihre Dorsiventralität spricht sich aus einmal darin, daß die Oberfläche dunkelgrün, die untere Seite hell ist, und dann darin, daß Blättchen nur aus der Oberseite und namentlich den Flanken der Podetienäste entspringen, während die Unterseite leer bleibt. Es können dort aber Podetienäste (*Z* Fig. 3, II) stehen, die mit den Blättchen nichts zu tun haben. Selbstverständlich ist auch die grüne Seite aller Blättchen der Lichtseite zugekehrt. Es entsteht so ein Gebilde, das um so mehr an einem beblätterten Sproß erinnerte, als die Blättchen oft gelappt sind (Fig. II, 1) und von der Ansatzstelle aus sich verbreitern. Außerdem sind namentlich die an den Flanken stehenden Blättchen mit ihrer Fläche nicht quer zur Längsachse der Podetien (wie bei aufrechten, radiären Podetien) sondern parallel zu dieser angeordnet. Man kann sie als durch örtlich gesteigertes Auswachsen der grünen Rindenschicht entstanden betrachten und zwar durch Auswachsen in der durch den Lichteinfall bestimmten Richtung. (Vgl. die schematische Zeichnung Fig. 3, III, welche auch zeigt, daß das Podetium auf der Lichtseite etwas abgeflacht war.) Da sie namentlich an den Flanken entspringen, wird, wie auch die Abbildung zeigt, das Bild eines kleinblättrigen Sprosses ziemlich weitgehend nachgeahmt. Die Unterseite der „Sproßachse" entbehrt zwar die grüne Farbe nicht ganz. Aber sie tritt doch nur in mehr vereinzelten Flecken und schwächer auf, während die Oberseite oft dunkelgrün erscheint. Natürlich sind die „Blättchen" ohne bestimmte Regel entstandene Auswüchse, die zwar nicht morphologisch aber physiologisch ihren Namen verdienen.

Auch hier kann es meiner Meinung nach, obwohl Versuche nicht vorliegen, nicht zweifelhaft sein, daß die Dorsiventralität vom Lichte bedingt wird. Die Lichtwirkung veranlaßt sowohl die stärkere Vermehrung der auf die Podetien gelangten Algenzellen auf der einen Seite, als das Auswachsen bestimmter Komplexe von Algen und Hyphen auf der stärker beleuchteten Seite, während die Schattenseite (Fig. 3, II)

so gut wie nie Blättchen bildete[1]). Ob der plagiotrope Wuchs der Podetien, der ja Voraussetzung für die Dorsiventralität ist, etwa durch geminderte Lichtintensität bedingt wird, bleibe dahin gestellt.

Soweit man nach Herbarexemplaren urteilen kann, kommen bei Cl. furcata auch radiäre, mit quer eingefügten Blättchen versehene Formen vor. Dazu scheint mir die von Reinke[2]) abgebildete Form

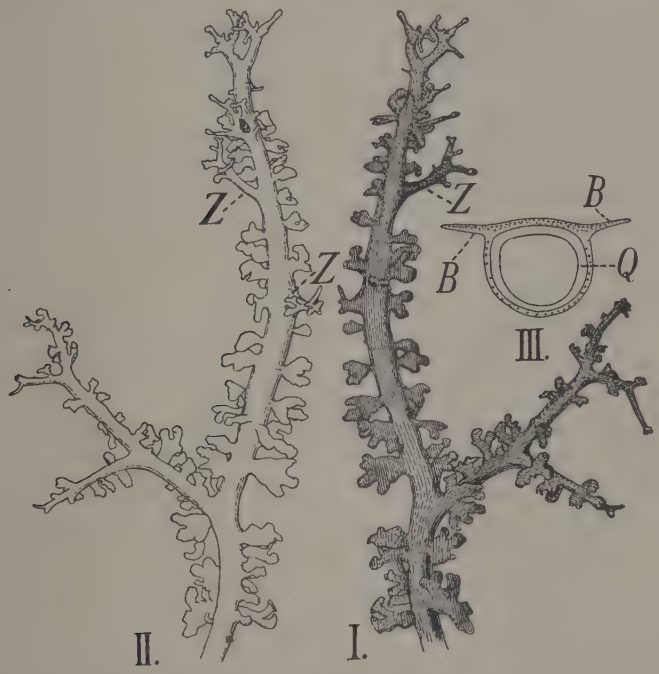


Fig. 3. I und II Ein und dasselbe Podetium von Cladonia furcata von hinten und von vorne (I) 2×. Die Hinteransicht zeigt weißliche Farbe und so gut wie keine „Blättchen". *Z* Podetienzweige (die auch auf der Schattenseite auftreten können). III Schematischer Querschnitt durch ein Podetium. *B* Blättchen. *Q* Quellhyphenzylinder.

nicht zu gehören. Reinke meint zwar, es habe sich „das ganze Podetium, die zumeist noch in der Entwicklung begriffenen Zweigspitzen ausgenommen, mit Thallusschuppen bedeckt", aber die Abbildung weist

1) Die hier auftretenden Sprossungen waren keine Blättchen, sondern mehr oder minder stehengebliebene Zweige. Zwei davon sind in Fig. 3, II mit *Z* bezeichnet.

2) Reinke, Abhandlungen über Flechten I. Jahrb. für wissensch. Botanik, XXVI (1894), S. 505, Fig. 3, IV.

deutlich auf eine dorsiventrale Ausbildung hin, welche bei dieser Art wohl die häufigste sein dürfte. Daß die blattartigen Zipfel des Becherrandes von Cl. verticillaris dorsiventral gebaut sind, hat Reinke nachgewiesen [1]). Es dürfte dabei dieselbe Veranlassung vorliegen wie bei der dorsiventralen Ausbildung von Cl. furcata.

Wenn in den homoeomeren Flechten die Lagerung der Algen eine gleichmäßige ist, im Gegensatz zu den heteromeren, bei denen sie meist in einer Schicht ausgebreitet sind, so hängt das gewiß mit den Lichtverhältnissen im Thallus zusammen. Diese sind bei den homoeomeren andere als bei den heteromeren. Bei letzteren liegt unter der Algenschicht eine Luftschicht, welche das Licht zum großen Teil zurückwirft. Bei den homoeomeren ist eine solche nicht vorhanden, die Lichtverhältnisse sind innerhalb des Thallus also viel gleichmäßigere. Nur bei heteromeren Flechten mit dünner Lufthyphenschicht treten auch unter dieser noch Algen auf. Auf die radiär gebauten Thalli von Usnea u. a. braucht hier nur hingewiesen zu werden.

Wenn man die aufrecht wachsenden Podetien anderer Cladonia-Arten, z. B. die von Cl. gracilis an Standorten, wo sie einseitig beleuchtet sind, näher betrachtet, so sieht man, daß sie ebenfalls dorsiventral werden, wenngleich weniger auffallend, als das für Cl. furcata geschildert wurde. Die Lichtseite ist dunkler grün als die Schattenseite und sie ist es, aus der entweder ausschließlich oder ganz überwiegend (in geringerer Anzahl als bei Cl. furcata) „Blättchen" entspringen. Gegen die Annahme, daß auch hier eine Lichtwirkung vorliege, könne man einwenden, die Sache liege ähnlich wie bei Baumstämmen, die bezüglich ihres Flechtenbewuchses auch oft „dorsiventral" ausgebildet sind, weil auf der „Wetterseite" der Flechtenbewuchs allein oder doch wesentlich stärker als an anderen Teilen ausgebildet ist. Ähnlich sei bei den vertikal stehenden einseitig beleuchteten Cladonia-Podetien die freie, dem Lichte zugekehrte Seite eben die, welche am leichtesten Algen bzw. Soredien zugeführt erhalte, und deshalb an Färbung und Blättchenerzeugung sich von der Schattenseite unterscheide. Indes beruht dieser Einwand einmal auf der, zwar wahrscheinlichen aber doch nicht bewiesenen Annahme, 1. daß die Ausrüstung der Podetien mit Algenzellen von außen her erfolgt; 2. daß die Verbreitung dieser Algen bzw. Soredien durch hauptsächlich horizontal verlaufende Luftströmungen erfolge, was keineswegs zutreffen dürfte, und auch mit dem von Peltigera aphthosa Angeführten nicht überein-

1) a. a. O. Jahrb., XXVIII, S. 133.

stimmt. Außerdem sind Algen hier auch auf der Schattenseite vorhanden, nur in viel geringerer Anzahl. Aber selbst wenn die Lichtseite in der angegebenen Weise leichter besiedelt werden sollte als die Schattenseite, so wäre damit höchstens die Grundlage für die Einwirkung des Lichtes gegeben. Wenn auf dieser „Blättchen" hervorwachsen, auf der Schattenseite nicht, so ist das eben dadurch möglich, daß die Assimilationstätigkeit und damit auch die Vermehrungsmöglichkeit der Algen auf der Lichtseite eine größere ist als auf der Schattenseite, die von dem Anfliegen von Algen keineswegs ausgeschlossen ist.

Offenbar liegt hier ein neues Beispiel von „Phototrophie"[1]) vor. Der Verfasser hat dafür früher eine Reihe von Fällen aus verschiedenen Pflanzengruppen angeführt. Es sei erinnert daran, daß die Blüten vieler Kakteen (z. B. Opuntia vulgaris, a. a. O. S. 479) auf der stärker beleuchteten Seite auftreten, die stärkere Entwicklung der Sproßkanten mit der Lichtseite von Cereus Testudo (Fig. 450 a. a. O.) u. a. Wie das Licht dabei wirkt, ist näher zu untersuchen. Daß die Beziehungen nicht überall gleich sind, zeigt hier z. B. die Abflachung mancher Organe (z. B. der Luftwurzeln mancher Orchideen) auf der Lichtseite. Es scheint mir aber kaum zweifelhaft, daß wenigstens in manchen Fällen eine stärkere Anhäufung organischer Substanzen auf der Lichtseite ausschlaggebend ist. Deshalb wurde ja auch die Bezeichnung „Phototrophie" gewählt. Die Cladonia-Podetien scheinen mir dafür ein besonderes lehrreiches Beispiel zu sein.

Zusammenfassung.

Beobachtungen im Freien zeigen:

1. daß die Dorsiventralität des Flechtenthallus bei Peltigera aphthosa keine „autonome" bzw. „inhärente", sondern eine umkehrbare ist. Auf der nach oben gekehrten Unterseite der Apothezien dieser Flechte kann sich, bedingt durch die Ansiedlung von Algen, ein Bau entwickeln, der durchaus dem der Oberseite entspricht: Rinde, Algenschicht und Lufthyphenschicht. Diese gehen hervor aus einer Umänderung der sonst nur eine „Saugrinde" darstellende Hyphen der Thallunterseite. Unter dem Einfluß der Algen findet also eine weitgehende Umänderung dieser Hyphen statt, namentlich werden sie auch zur Ausscheidung von Flechtensäuren angeregt.

2. Daß die gewöhnlich radiären Podetien von Cladonia-Arten unter dem Einfluß einseitiger Beleuchtung dorsiventral werden können.

1) Vgl. Goebel, Organographie, 2. Aufl., S. 468 ff.

Das spricht sich sowohl bei aufrecht als bei geneigt wachsenden Podetien aus. Zu diesen zählen (wenigstens an bestimmten Standorten) die von Cladonia furcata, die auf der belichteten Seite stark grün und mit „Blättchen" versehen sind, während die Schattenseite fast weiß und blättchenlos ist.

3. Die Dorsiventralität im Bau der heteromeren Flechten spricht sich nicht nur darin aus, daß die Algen auf der Lichtseite sich befinden, bzw. daß sie sich stärker ausbilden, sondern auch durch die Lage der „Lufthyphen" auf der dem Licht abgekehrten Seite. Die Abscheidung der Flechtensäuren, welche die Lufthyphen unbenetzbar (bzw. schwer benetzbar) macht, erfolgt, wie die „umgekehrten" Apothezien von Peltigera aphthosa zeigen, unter dem Einfluß der Algen, und zwar so, daß die Lufthyphen auf der Schattenseite auftreten, ebenso wie z. B. die Rhizoiden eines Farnprothalliums, mit denen die Lufthyphen funktionell natürlich nichts zu tun haben. Das trifft sowohl für den radiären Flechtenthallus (z. B. Usnea) als für den dorsiventralen zu. Die Gestaltung des Flechtenthallus wird also weitgehend vom Lichte beeinflußt.

Eingegangene Literatur.

J. P. Lotsy, Evolution im Lichte der Bastardierung betrachtet. Verlag von Marc. Nijhoff, Haag. Preis: 4 Gulden.

A. Müller, Die innere Therapie der Pflanzen. Verlag von P. Parey, Berlin. Preis: 15 M.

Max Oechslin, Der Schweizerische Nationalpark. Verlag von Rascher & Co., Zürich, Leipzig und Stuttgart.

Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas (Herausgeg. von Kirchner, Loew, Schroeter), Lieferung 26/29: W. Wangerin, Geraniaceae, Stuttgart 1926, Verlagsbuchhandlung Eug. Ulmer.

Tropenstipendium für Botaniker.

Bewerbungen für 1927 um das Tropenstipendium (früher Buitenzorgstipendium) sind mit Angabe von Zweck und Dauer der beabsichtigten Forschungsreise bis spätestens 1. Februar 1927 an den Unterzeichneten zu richten.

Das Stipendium beträgt 6000 Mark, es ist für Forschungen reichsdeutscher Botaniker, nicht aber für Sammelreisen bestimmt.

München, Menzingerstr. 15.

K. Goebel.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Ökologische Studien

herausgegeben anläßlich

des 10jährigen Jubiläums

der Ökologischen Station
der Insel Hallands Väderö

Die Ökologische Station der Hallands Väderö 1917—1927.

Von **H. Lundegårdh.**
(Stockholm-Experimentalfältet.)

Mit 16 Abbildungen im Text und Tafel X.

Das in den letzten Jahrzehnten immer lebhaftere Bestreben der Pflanzenphysiologie, ihre Resultate auf das Gebiet der Pflanzengeographie und Pflanzensoziologie zu übertragen, hat ein Bedürfnis erweckt, das pflanzenphysiologische Laboratorium sozusagen in die Natur hinaus zu versetzen. Dies ist so zu verstehen, daß der Pflanzenphysiologe, der etwas von den Kausalbeziehungen der Pflanzen zu ihrer Umgebung verstehen will, in nächster Nähe der unberührten Natur arbeiten muß, wo er die Pflanzen direkt aus ihrem natürlichen Milieu in das Laboratorium bringen und wo er ohne Zeitverlust die ökologischen Faktoren messend verfolgen kann. Er braucht eine Arbeitsstätte für solche Versuche, die während der Vegetationsperiode und mit frischen, aus dem Wald oder der Wiese geholten Pflanzen ausgeführt werden müssen; diese Arbeitsstätte braucht aber nicht mit allen Instrumenten und Utensilien ausgerüstet zu sein, die für chemische und physiologische Analysen und Versuche nötig sind, die man ebensowohl im Winter mit aufbewahrtem Material oder mit Gewächshauspflanzen ausführen kann.

Da die pflanzenphysiologischen Forschungsinstitute in der Regel den Universitäten angegliedert sind und also in Städten errichtet werden müssen, so erhebt sich die Forderung, daß man an den geeigneten Orten Zweiginstitute für experimentell-ökologische Studien schafft. Eine weitere Aufgabe für Forscher in dem experimental-ökologischen Gebiet ist Modifizierung der Methoden der Pflanzenphysiologie, so daß sie bei Arbeit unter natürlichen Bedingungen gute Dienste leisten, bzw. die Schaffung neuer Methoden, mit deren Hilfe die Funktionen der in dem natürlichen Milieu wachsenden Pflanzen möglichst exakt verfolgt werden können. Endlich braucht man auch Methoden für die zuverlässige Registrierung von den ökologischen Faktoren, die den Standort darstellen.

Unter Zugrundelegung der hier angedeuteten Gesichtspunkte wurde die Ökologische Station der Hallands Väderö im Jahre 1917 errichtet.

1. Das Gebiet.

Hallands Väderö (siehe Fig. 1) ist eine Insel von etwa 3 km Länge und 800—1200 m Breite und einem Flächeninhalt von etwa 310 ha,

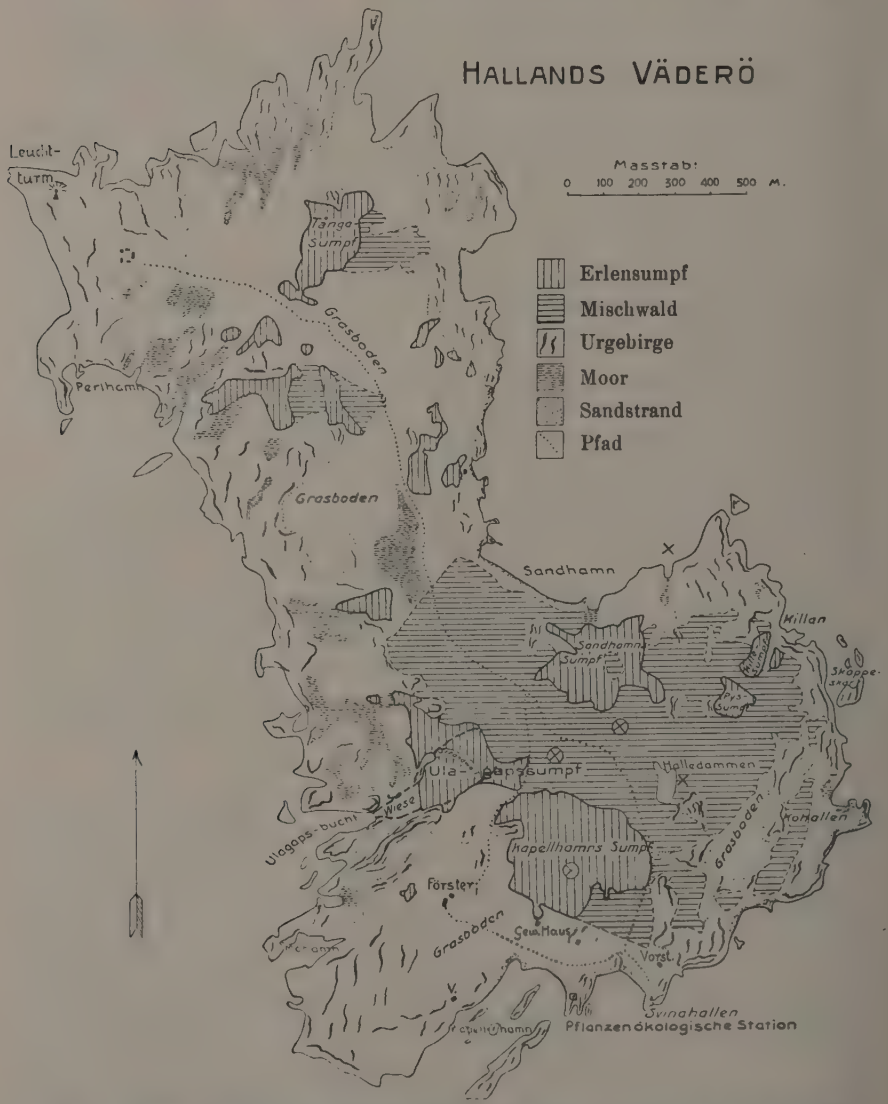


Fig. 1. Karte von Hallands Väderö, nach J. A. Amilon (1913—1914). Die Bezeichnungen × bedeuten die Stellen, wo die auf Taf. 10 wiedergegebenen Spezialkarten ausgeführt wurden. ⊗ sind die Stellen im Walde, wo Professor Fehér seine Kohlensäurebestimmungen ausführte (s. unten S. 322).

die 2 Seemeilen (3,6 km) westlich von der Küste von Schonen bei Torekov liegt. Sie gehört seit dem dreizehnten Jahrhundert der Kirche von Torekov als eine Art königliche Verleihung. Die Insel wird vom Kattegat frei umspült, sie ist nur von einem Kranz von kleinen Schären umgeben. Auf Grund ihrer relativ isolierten Lage war die Insel lange sehr unberührt von Kultur und Touristenwesen. Auch jetzt noch ist

Fig. 2. Buchenwald auf vertorftem Boden, bedeckt von einer Deschampsia flexuosa-Assoziation ($p_H = 5{,}8$). Verf. photo.

sie fast unbewohnt und nur wenige Hektar werden geackert. Wegen der hervorragenden Naturschönheit der Insel besteht jedoch die Gefahr, daß sie etwas von ihrer Unberührtheit verlieren wird. Vorläufig liegen die Verhältnisse recht günstig, weil infolge eines königlichen Dekretes die Abtreibung des Waldes eingestellt ist. Die Besucherzahl ist auch durchschnittlich gering.

Das größte Waldgebiet, etwa 100 ha, ist eingezäunt. Hier kann man ruhig Instrumente im Freien aufstellen und stehen lassen, ohne daß jemand Unfug treibt. Auch ein 1300 m langes Stück des Meeresstrandes liegt innerhalb der Einzäunung und trägt unberührte Vegetation. Auf dem Rest der Insel weiden im Sommer etwa 100 Tiere (Kühe und Pferde; keine Schafe), die vom festen Lande dorthin geführt werden und frei herumlaufen.

Das eingezäunte Gebiet von 100 ha kann, wie gesagt, als ein ökologischer Versuchspark betrachtet werden. Die Vegetation ist hier

Fig. 3. Eine uralte, durch Windwirkung tiefgreifend umgestaltete Linde in dem nördlichen Wald. Verf. photo.

weitgehend unberührt, Menschen dringen selten in die entlegeneren Teile des Gebietes ein, das trotz seiner beschränkten Größe sehr große Differenzen in Topographie und Vegetation aufweist. Auszeichnend für die Vegetation der Insel ist die große Üppigkeit und Reinheit der Pflanzengesellschaften und ihre typische Ausbildung und Abgrenzung. Die Hauptmasse des Waldes bildet ein reiner Buchenbestand ohne Untervegetation auf leicht vertorftem Boden. Es kommen auch edaphische Varianten des Buchenwaldes vor, wie Deschampsia flexuosa-Typus auf stark vertorftem Boden (Fig. 2) und Dentaria bulbifera-Allium ursi-

num-Typus auf Mullboden. In dem Buchenwald und noch mehr in den gemischten Beständen sind große Eichen (Quercus robur) eingesprengt. Sie stellen zweifellos Relikte aus denjenigen Zeiten vor, als Südschweden und Dänemark mit Eichenwäldern bedeckt waren. Auch uralte Linden kommen vor (Fig. 3).

Sehr typisch für Hallands Väderö sind die großen und üppigen Erlensümpfe (Erlenbrüche), die zusammen eine Fläche von etwa 35 ha bedecken. Der größte und interessanteste von diesen Sümpfen, Ulagapet, ist sehr eingehend von H. Vallin untersucht worden. Ich kann auf seine Arbeit, die zugleich ein Programm für ökologische Untersuchungen von kleinen Flächen bildet, verweisen. Es sei nur hier kurz angeführt, daß die Erlen zum Teil mächtig entwickelte „Sockel" besitzen, die allerlei Epiphyten (Moose, Farne, Phanerogamen) tragen (Fig. 4). Auch die Flechtenflora ist — wohl auf Grund des meeresfeuchten Klimas — sehr reich entwickelt. Prachtvoll sind z. B. die „Hosen" von Sticta pulmonaria an den Buchen (siehe Abb. in der Abh. von Stocker). Als Lianen treten Lonicera periclymenum, Rosen, Humulus auf. In der Untervegetation fallen die manneshohen Farne (Dryopteris-Arten) auf. Am Rand des Waldes stehen fast undurchdringliche Gebüsche von Prunus spinosa, Rubus- und Rosa-Arten.

Fig. 4. Erlensockel in dem Ulagapsumpf. Epiphytisch wachsen Sorbus aucuparia, Rhamnus frangula, Dryopteris austriaca, Deschampsia flexuosa usw. Die hellen Polster sind Leucobryum glaucum. Verf. photo.

Auch die Strandvegetation bietet mehrere Typen dar. Auf den Strandfelsen sind die halischen Flechtenzonen sehr schön gezeichnet, und man beobachtet in den Spalten des Urgesteins zahlreiche Chasmophyten (Statice bahusiensis (Fig. 5), Armeria elongata, Plantago-Arten, Atriplex-Arten usw.). Auf der Ostküste bei Sandhamn begegnet man kleinen Dünen mit Carex arenaria, Corynephorus canescens, Elymus, Psamma, Triticum repens usw. In ruhigen Buchten, wo der Sand von mächtigen Schichten aufgeworfenen

Fig. 5. Statice bahusiensis, ein typischer Chasmophyt aus der unteren supralitoralen Zone. Verf. photo.

Tang bedeckt wird, entwickelt sich eine üppige Vegetation von Atriplex litoralis und mehr als manneshohen Conium maculatum-Beständen. Wo die Tangmassen von durchfließendem Grundwasser durchgenäßt werden und langsam vermodern, findet man die typische sogenannte „tångävje"-Vegetation, die ein Gemisch von Halophyten und gewöhnlichen Sumpfpflanzen bildet, wie Juncus-Arten, Ranunculus sceleratus, Roripa, Rumex maritimus, Triglochin maritimum und viele andere. Die geschützten Meeresbuchten mit ganz flachem, sandigem Boden zeigen Beispiele der Landbildung nach dem

Marschlandtypus, also die Serie Zostera → Salicornia → Glyceria maritima → Juncus Gerardi nebst Genossen (Fig. 7). Auch die Strandvegetation bietet also auf der Insel manches Interessantes und Abwechselndes. Lehrreiche Beispiele namentlich auf der Abhängigkeit der Zonierung von der Exposition für überspritzende Wellen geben außerdem zum Überfluß die kleinen Schären rings um die Hauptinsel.

Was endlich die Algenvegetation des umgebenden Meeres anbetrifft, so ist diese nur wenig artenärmer als an der nördlicheren Küste von Westschweden. Der Salzgehalt ist jedoch geringer als im Nordmeer, durchschnittlich etwa 2 %.

2. Die ökologische Station.

Die Station wurde im Jahre 1917 gegründet und bis 1925 für den Unterricht der Universitäten, namentlich der Universität Lund, ausgenützt, indem jeden Sommer ein zwei- oder dreiwöchentliches Praktikum mit Übungen im Terrain abgehalten wurde und außerdem fortgeschrittenere Studenten für Doktorarbeiten empfangen wurden. Seit 1926 ist die Station dem Botanischen Institut der Zentralanstalt für landwirtschaftliches Versuchswesen in Stockholm-Experimentalfältet angegliedert, wodurch ihre Aufgabe als freie Forschungsstation, die schon in früheren Jahren immer in den Vordergrund gestellt wurde, erhalten wird.

Die drei Gebäude der Station (Fig. 6, 7, 8) stehen auf der Südseite der Insel. Das eine Haus ist Wohnung des Vorstandes. Außerdem gibt es in den anderen Gebäuden vier kleine Schlafzimmer für Gäste. Die isolierte Lage der Insel, die in wissenschaftlicher Hinsicht einen unschätzbaren Vorteil darstellt, hat andererseits den Nachteil, daß Wohnung und Verpflegung der Forscher immer noch etwas feldmäßig genommen werden müssen. Der Bau eines gemeinsamen Wohn- und Speisehauses (Klubhaus) ist aber im Plan, wodurch die Unterkunft der Besucher bequemer werden wird.

Das Laboratorium hat im ganzen fünf Arbeitszimmer, eins für mehr chemische Arbeiten, ein Zimmer für Wage und Gasanalyse, eins für Destillieren und Sterilisieren und eins für physiologische Versuche. Ein Arbeitszimmer ist als besonderes Gebäude dem Gewächshaus angegliedert (Fig. 8).

Was die Einrichtung des Laboratoriums anbetrifft, so wurde, gemäß den eingangs gegebenen Gesichtspunkten, nur das für Arbeiten während der Vegetationszeit Nötige beschafft. Untersuchungen, die

auch im Winter ausgeführt werden können, sollen ja nicht den vom Standpunkt des Ökologen nur allzu kurzen Sommer des Nordens noch

Fig. 6. Blick auf die Südseite von Hallands Väderö, mit dem Laboratoriumsgebäude (links) und dem Haus des Vorstandes (rechts). Die Strandfelsen sind mit üppigen Flechtenteppichen (Placodium, Ramalina u. a.) überzogen. Verf. phot.

weiter belasten. Besonders wichtig sind natürlich Instrumente für die Messung und Registrierung der maßgebenden ökologischen Faktoren,

Licht, Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Windstärke, Regen. Die Hauptrichtung der Arbeiten der Station ist die Verfolgung der Bedingungen der Kohlensäureassimilation und die hierfür erforderliche Apparatur ist in genügender Ausdehnung vorhanden (Fig. 9). Auf verschiedenen Punkten der Insel sind Termographen und Hygrographen aufgestellt, und in dem größten Sumpfgebiet „Ulagapet" ist eine Reihe Grundwasserlöcher angebracht. Regelmäßige meteorologische Beobachtungen finden an dem Leuchtturm an der Nordspitze der Insel statt.

In dem Gewächshaus wurden auch Begasungsversuche mit Kohlensäure ausgeführt. Landwirtschaftliche Feldversuche sind aber nicht auf

Fig. 7. Das Laboratoriumsgebäude der Station, von der Westseite gesehen. Im Vordergrund ein kleines Marschgebiet mit Juncus Gerardi, Glaux maritima, Puccinellia maritima u. a. Verf. photo.

der Insel, sondern auf dem festen Land untergebracht, wo in einem kleinen Feldlaboratorium die für Messung der Kohlensäurekonzentration in der Grundschicht der Atmosphäre sowie Messung der Bodenatmung nötige Apparatur aufgestellt ist (Fig. 10).

Den richtigen Ausdruck für die Arbeitsmöglichkeiten an der Station geben erst die hier ausgeführten wissenschaftlichen Arbeiten. Ich habe deshalb auf den folgenden Seiten eine Übersicht über die in der ersten Zehnjahrsperiode veröffentlichten Mitteilungen der Station gegeben. Der Übersichtlichkeit halber ist der Stoff nach Hauptrichtungen der Physiologie zusammengestellt.

Nach dieser Übersicht über die früheren Arbeiten der Station folgen in besonderen Aufsätzen eine Reihe Mitteilungen von Forschern, die in der Vegetationsperiode 1926 die Station besucht haben.

Fig. 8. Das Gewächshauslaboratorium der Station. Im Hintergrund der Kapellhamnsumpf. Verf. photo.

Fig. 9. Das physiologische Arbeitszimmer mit der Apparatur für Bestimmung der CO_2-Assimilation bei erhöhtem CO_2-Gehalt der Luft. Links der Analysenapparat und die Assimilationskuvette, rechts der Azetylenbrenner mit Manometerregulierung. Verf. photo.

Endlich soll die Tafel 10 und die Tabellen 1—5 nebst dem zugehörenden Text auf S. 203 ein kleines Beispiel auf den Unterricht bei dem an der Station mitgeteilten Praktikum für Studenten geben.

Fig. 10. Das Innere des Feldlaboratoriums für landwirtschaftliche Versuche. Links die Analysenapparate (Glockenapparate), rechts die CO_2-Zylinder nebst Gasuhren für die Begasungsversuche. Verf. photo.

3. Übersicht über die Arbeiten der Station bis 1926

a) Orientierungsbewegungen der Pflanzen.

Die Bewegungen der Pflanzen bieten vom ökologischen Gesichtspunkt manches interessante Problem, weil die Art, auf welche die Organe sich im Raume orientieren, sehr wichtig ist für die Ausnützung der ökologischen Faktoren, wie des Lichtes, seitens der Pflanzen, oder für Schutz gegen andere ökologische Faktoren, wie hohe Temperatur und Lufttrockenheit.

Schon vor der Errichtung der jetzigen Station hat der Verfasser auf Hallands Väderö dergleichen Studien gemacht. Die photischen und termischen Bewegungen der Blüten und Blütenstiele von Anemone nemorosa wurden analysiert (1)[1]). Eine Untersuchung über die Orientierungsbewegungen der Blätter von Buche und Ahorn (2) ergab Beispiele auf ausgesprochen geische Orientierung, unterstützt durch morphotropische Bewegungen[2]), für Buche, und ausgesprochen photische

1) Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das Verzeichnis der Arbeiten, Seite 220.

2) Über reizphysiologische Nomenklatur siehe H. Lundegårdh, Planta, Archiv für wissenschaftliche Botanik, 1926, Bd. 2, S. 152.

Orientierung für Ahorn. Unter den sonstigen Resultaten von diesen Arbeiten sei hervorgehoben, daß die Buchenblätter eine geisch induzierte, aber sehr feste epitropische Induktion aufweisen. Die Ahornblätter ergaben gewisse Resultate über den inneren Krümmungswiderstand der Blattgelenke und über die Zusammenwirkung des oberen und des unteren Stielgelenkes. Ferner zeigte es sich, daß die panphotometrische und euphotometrische Art des Orientierens Sache der Lichtintensität war, woraus sich die verschiedene Stellung der Sonnen- und der Schattenblätter erklärt.

In einer weiteren Arbeit (3) wurden diese Studien auf die Baumarchitektonik übertragen. In dieser Arbeit wurden auch die Wirkungen des Windes auf den Baumwuchs an der Hand einleuchtender Beispiele von Hallands Väderö erörtert.

Eine interessante Frage ist die Plagiotropie gewisser Strandpflanzen. Viele der Arten, die am Meeresstrand ihren natürlichen Standort haben, zeichnen sich durch prostrates Wachstum aus. So z. B. Atriplex hastatum, Glaux maritima, Polygonum aviculare u. a. Turesson (4) konnte zeigen, daß der plagiotrope Winkel der Äste weitgehend von dem Lichte beeinflußt wird. Im Dunkeln heben sie sich auf, in dem hellen Licht des Strandes legen sie sich etwa horizontell. Die ökologische Bedeutung dieses Verhaltens ist andererseits nicht vollkommen klar. Zweifellos stehen sich jedoch die prostraten Formen besser als die aufrechten im Kampf gegen die starken Meereswinde.

Die Beobachtungen Turessons bilden ein Gegenstück zu den oben erwähnten Beobachtungen über die Ahornblätter, indem beide eine wichtige Bedeutung der Lichtintensität für die Orientierung der assimilierenden Organe aufzeigen. Auch für die bilateralen Irisblätter hat nach der Untersuchung Ermans (19) das Licht eine gewisse Bedeutung als orientierenden Faktor. Erman zeigte, daß Iris pseudacorus, der in den Sümpfen des Waldes sowie des Strandes reichlich vorkommt, zu den Kompaßpflanzen gezählt werden soll. Die Blätter der Sonnenform von Iris pseudacorus sind überwiegend in Richtung N.-S. orientiert. Werden die Pflanzen aus dieser Lage gebracht, so drehen sich die Blätter zurück zu der früheren Lage, wobei allerdings der innere Krümmungswiderstand eine Rolle spielt. Bei der Schattenform von Iris scheint die Orientierung von dem Licht weniger abhängig zu sein.

b) Ökologische Analyse von kleinen Gebieten.

Hallands Väderö bietet eine sehr günstige Gelegenheit für ökologische Detailanalyse, die also teils eine genaue topographische und

vegetationsstatistische Beschreibung und teils eine Registrierung der ökologischen Faktoren des Standortes umfaßt.

Solche Detailanalysen wurden während der jährlichen Kurse ausgeführt, z. B. in den letzten Jahren in dem offenen Waldsumpf „Hälledammen" und in einem Strandsumpf an der Ostküste der Insel. Rein pädagogisch haben solche Analysen einen hohen Wert, weil die Studenten ihre floristischen Kenntnisse, und zwar nicht nur betreffs blühreifer Pflanzen, sondern auch betreffs früherer Entwicklungsstadien, bereichern, und ferner, weil sie einen Begriff davon erhalten, daß die Pflanzendecke gesetzmäßig von der Beschaffenheit des Standortes abhängt. Auf Hallands Väderö liegen die Verhältnisse so günstig für solche Studien, weil die Vegetation sehr lange Zeit unberührt war und infolgedessen sozusagen in Gleichgewicht mit den ökologischen Bedingungen gekommen ist. Endlich bedingen die überall gegen den Strand neigenden Wiesen- und Waldflächen eine zum Teil prachtvolle Zonierung, was in hohem Grade das Studium erleichtert und auch rein primär das Interesse der Studenten für solches Studium an sich zieht.

Als Grundlage der ökologischen Analyse wird eine möglichst genaue Kartierung des Gebietes ausgeführt. Die vorzügliche und schöne Karte Vallins über den Ulagap-Sumpf lehrt, wie man durch geeignete Wahl von Farben und Zeichen zugleich Übersichtlichkeit und Präzision erzielen kann.

Die statistische Vegetationsanalyse wird entlang einer Anzahl Linien vorgenommen, die das Gebiet in genügender Zahl durchziehen, um die Vegetation zu charakterisieren.

Die Analyse kann in größeren Gebieten als „Linientaxierung", in kleineren Gebieten als „Quadratmethode" durchgeführt werden. Im ersteren Falle geht man entlang einer Schnur oder eines Meßbandes und verzeichnet Meter für Meter alle Pflanzenarten, die in Berührung mit dem Band stehen.

Bei der Quadratmethode wird ein Quadrat aus Holzstäbchen oder Eisendraht entlang des Meßbandes geführt, und man verzeichnet diejenigen Pflanzen, die jeweils innerhalb des Quadrates stehen. Die Quadratmethode kann mit einer Abschätzung des Frequenzgrades verbunden werden, wenn das Quadrat z. B. eine Seitenlänge von 1 m hat und durch ausgespannte Drähte in kleinere Quadrate von 100 qcm Fläche geteilt ist. Man führt dann das Protokoll in der Weise, daß für jeden Meter die Zahl der kleineren Quadrate verzeichnet wird, in der die betreffende Pflanze vorkommt (Fig. 11). Man kann noch weiter gehen

und schätzungsweise angeben, wie ein großer Teil der Quadratfläche von der Pflanze bedeckt wird.

Eine adäquate Angabe des „Deckungsgrades“ zu machen, ist jedoch sehr schwierig. Die beste Methode, den absoluten Deckungsgrad zu bestimmen, ist natürlich die Photographie, diese Methode kann aber nur auf ganz kleinen Gebieten durchgeführt werden. Praktisch wird man am besten so vorgehen, daß ein ganzes Gebiet mittels Linientaxierung wiedergegeben wird. Entlang einer oder weniger Linien, die das Gebiet durchqueren, wird die Quadratmethode in Anwendung gebracht. An den Grenzen zwischen den Assoziationen, wo eine möglichst genaue Analyse besonders wünschenswert erscheint (z. B. für die Verfolgung

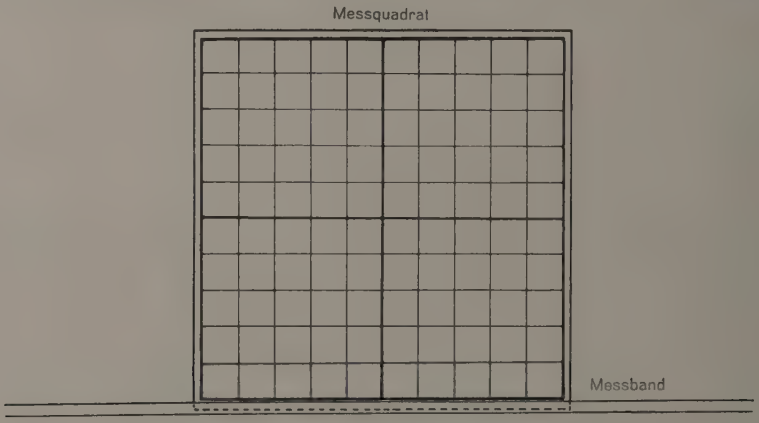


Fig. 11. Schema über die Quadratmethode. Vgl. Text.

der Verschiebungen in verschiedenen Jahren oder Jahreszeiten), soll eine möglichst genaue Wiedergabe der Vegetationsdecke stattfinden. In der Arbeit von H. Vallin (17) sind Beispiele auf die verschiedenen Meßmethoden reichlich gegeben. In dieser Arbeit findet man auch die erwähnte Vegetationskarte über den Ulagap-Sumpf mit Belegen in einer größeren Zahl von Lichtbildern, sowie Angaben über jährliche Verschiebungen in der Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften.

Die Arbeit Vallins enthält ferner genaue Registrierungen des Grundwasserstandes in 12 Brunnen, die in gleichen Abständen in dem Untersuchungsgebiet gegraben wurden. Er hat termographisch und hygrographisch an verschiedenen Punkten den Temperaturfaktor und den Feuchtigkeitsfaktor während einer Reihe von Jahren bestimmt. Man findet endlich Beobachtungen über Lichtverhältnisse, über die Temperatur,

Luftfeuchtigkeit und Windgeschwindigkeit in verschiedener Höhe im Walde, sowie in verschiedenen Gesellschaften der Strandwiese.

Die auf Taf. 10 und den zugehörenden Vegetationstabellen (Protokoll 1—5, S. 204—207) dargestellte Analyse von zwei anderen, obzwar kleineren Gebieten der Insel sind geeignet, unsere Arbeitsweise zu veranschaulichen. Die Vegetationsanalysen wurden im Sommer 1925 bei dem Kurs für Studenten ausgeführt und die Karten hat einer von den Teilnehmern, Herr Amanuensis Karl Magnus Svensson, gezeichnet.

Fig. 12. Hälledammen, Frühlingsbild von S. O. Im Vordergrund Agrostis canina, in der Mitte Scirpus palustris, rechts Carex vesicaria. Verf. photo.

Hälledammen ist ein offener Waldsumpf (natürlicher Teich), wo der Wasserstand im Frühjahr bis zum Waldrand geht (vgl. die Karte und Fig. 12), um dann im Laufe des Sommers langsam zu sinken, bis der Boden im Herbst fast trocken gelegt ist (Fig. 13). Es besteht hier eine ausgesprochene konzentrische Zonierung nach zunehmender Nässe des Bodens, es ordnen sich also die Vegetationsbänder in die Reihe Wiesengräser → Sumpfpflanzen, wie dies aus der Karte und aus den Analysenprotokollen hervorgeht (vgl. auch die Bestimmungen des Wassergehalts entlang Linie I). Die Wasserstoffionenkonzentration ist ziemlich gleichmäßig mittelhoch (p_H 4,5—4,6), außer in der Scirpuszone (Mitte des Sumpfes), wo er etwas steigt (p_H 4,3).

Protokoll 1.

Hälledammen. Hallands Väderö. Siehe Tafel 10a. Linien-Quadrattaxierung mittels 1 qm entlang Linie I der Vegetationskarte mit Beginn am westlichen Waldrand. Juni 1925. Die Zahlen geben die Zahl der $^1/_{100}$ qm-Teile (vgl. Fig. 11) an, in denen die Pflanze wächst. kp = Keimpflanzen.

Meter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18 bis 20	21 bis 22	23 bis 24	25 bis 27	38	39 bis 40	41	42	43	44	45	46	47	48
1. Alnus glutinosa . .	100	100	100	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. Quercus robur . . .	—	3	x	x	x	x	—	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	100	100
3. Betula alba	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50
4. Rhamnus frangula . .	100	100	100	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5. Lysimachia vulgaris .	3	4	3	3	8	7	5	5	5	3	3	—	5	5	6	3	—	5	—	1	—	5	—	1	3	3	10	7	3	1	—
6. Potentilla anserina .	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7. Bidens tripartita . .	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8. Ranunculus flammula	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
9. Hydrocotyle vulgaris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—
10. Lythrum salicaria . .	3	8	12	12	15	20	60	50	15	10	10	5	—	7	8	7	20	7	3	—	—	3	2	7	10	—	2	—	—	—	—
11. Galium palustre . .	—	—	—	7	2	—	—	—	3	5	—	—	5	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12. Oenanthe aquatica .	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	25	10	—	—	x	—	—	—	—	—	—	—
13. Agrostis stolonifera .	—	7	75	90	50	50	40	50	10	20	10	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14. Agrostis canina . . .	—	—	—	1	5	10	15	25	50	75	85	100	90	80	20	1	—	—	—	kp	—	—	—	2	—	—	15	95	100	50	—
15. Glyceria fluitans . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16. Carex Goodenoughi .	—	—	9	5	50	5	15	—	—	—	2	20	—	10	15	4	—	—	—	—	—	—	—	—	10	30	5	1	—	—	15
17. Carex vesicaria . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	7	7	7	80	100	100	90	20	6	60	100	95	90	25	2	2	—	—	—
18. Scirpus palustris . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	95	100	50	—	—	—	—	—	—	—	—
19. Juncus filiformis . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	50	25	—	—	15

Wassergehalt des Bodens	0—10 cm Tiefe	Agrostis-Zone 35 %	Carex vesicaria-Zone 47,9 %		Juncus-Zone 67,4 %	
	10—20 „ „	34 %	60,5 %		78,1 %	
Wasserstoffionenkonzentration (p_H) . . .		Agrostis 4,5	Lythrum 4,5	Carex vesicaria 4,6	Scirpus 4,3	Sumpfwasser 4,3	Wald 4,5

Protokoll 2.

Hälledammen, Hallands Väderö. Siehe Tafel 10. Linien-Quadrattaxierung entlang Linie VI der Vegetationskarte mit Beginn am westlichen Waldrand. 6. Juli 1925.

Meter	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1. Galium palustre	—	—	—	2	—	1	10	4	—	—	—	—	—	—	—
2. Lythrum salicaria	—	—	—	—	—	—	2	2	7	12	—	—	—	—	—
3. Lycopus europaeus	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
4. Viola palustris	95	75	30	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5. Lysimachia vulgaris	2	—	—	—	—	—	—	5	3	3	—	—	—	—	—
6. Oenanthe aquatica	—	—	—	—	—	—	—	5	15	12	kp 5	—	—	—	—
7. Gnaphalium uliginosum	—	—	—	—	—	—	—	—	kp 30	100	100	100	100	100	kp —
8. Agrostis canina	100	100	100	90	95	50	100	80	20	2	—	—	—	—	—
9. Carex vesicaria	—	1	4	2	6	75	7	—	—	—	—	—	—	—	—
10. „ Goodenoughii	—	7	10	10	2	8	15	—	—	—	—	—	—	—	—
11. Juncus filiformis	—	5	—	—	—	—	—	30	10	—	—	—	—	—	—
12. Scirpus palustris	—	—	—	—	—	—	—	—	15	75	100	100	50	5	3
13. Sparganium ramosum	—	—	—	—	—	2	5	4	9	—	—	—	—	—	—
14. Sphagnum spec.	100	100	100	100	100	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15. Vaucheria spec.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25	x	x	x	x	—

Fig. 13. Hälledammen. Herbstbild von S. Im Vordergrund Lysimachia vulgaris und Lycopus europaeus, dann Lythrum salicaria (blühend).

Protokoll 3.

Klapperstrand. Südseite von Sandhamn auf Hallands Väderö. Weniger exponierte Küste. Linien-Quadrattaxierung mit 1 qm entlang Linie NNV-SSO (Linie I der Karte). 27. Juni 1925.

Meter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
1. Verrucaria maura	x	x	x	x	x	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. Placodium murale	—	—	—	x	x	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3. Aster tripolium	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4. Juncus Gerardi	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5. Scirpus maritimus	—	—	—	—	—	—	5	—	—	1	—	1	54	75	48	77	14	3	3	6	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6. Potentilla anserina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	100	100	90	100	96	47	80	98	100	100	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7. Agrostis stolonifera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	8	—	—	3	—	1	—	—	—	—	69	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8. Atriplex latifolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	8	16	18	20	11	—	—	1	—	—	—	—	8	—	—	5	5	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9. ,, litoralis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	5	12	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	39	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10. Matricaria inod. mar.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	32	92	44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11. Silene maritima	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	6	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12. Sonchus arvensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	35	20	21	32	17	8	9	9	8	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13. Polygonum aviculare	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	18	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14. Plantago major	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	37	16	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15. Glaux maritima	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16. Stellaria media	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17. Lythrum salicaria	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	7	2	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18. Galeopsis tetrahit	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	1	20	87	87	54	22	21	10	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19. Senecio silvaticus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20. Myosotis arvensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21. Rumex crispus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22. Urtica dioica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23. Sedum telephium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18	11	8	12	—	—	—	—	—	—	—	3
24. Galium verum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	10	—	—	—	—	—	—	—	—	50
25. Avena elatior	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	48	32	47	17	—	—	—	—	—	3	20
26. Festuca rubra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	—	23	8	—	—	—	—	—	—	20
27. Poa pratensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28. Sedum acre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
29. Crambe maritima	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	14	—	—	—	1	—	—	—	—
30. Geranium robertianum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	1	14	9	2	—	—	—	1
31. Plantago lanceolata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
32. Solidago virgaurea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
33. Achillea millefolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	8
34. Veronica spicata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
35. Lotus corniculatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
36. Silene nutans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14

Klapperstrand. Südseite von Sandhamn auf Hallands Väderö. Weniger exponierte Küste.
× = reichlich vorkom

Meter 1—14 Tangwall	15	16	17	18	19	20	21—29	30	31	32	33	34	35	36	37
1. Scirpus maritimus	13	28	12	52	80	100	100	100	95	50	—	—	—	—	—
2. Atriplex latifolium	—	—	10	3	4	8	—	—	4	2	—	—	9	—	—
3. Aster tripolium	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4. Matricaria inod. mar.	—	—	1	—	4	4	—	—	—	2	—	1	3	—	—
5. Atriplex litoralis	—	—	—	—	3	8	—	—	—	1	13	—	2	6	1
6. Polygonum persicaria	—	—	—	—	—	—	—	20	4	10	14	20	17	5	—
7. Rumex crispus	—	—	—	—	—	—	—	4	5	3	6	—	—	3	—
8. Bidens tripartita (kp)	—	—	—	—	—	—	—	10	5	7	—	18	18	10	—
9. Myosotis palustris	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	2	—
10. Solanum dulcamara	—	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—
11. Poa trivialis	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	10	20	7	12
12. Iris pseudacorus	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	4	1
13. Lythrum salicaria	—	—	—	—	—	—	—	—	5	9	—	2	22	31	35
14. Potentilla anserina	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
15. Galeopsis tetrahit	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	19	8	15	21	28
16. Agrostis stolonifera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	13	10	11	9	20
17. Glaux maritima	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
18. Juncus conglomeratus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
19. Epilobium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	4
20. Triticum repens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	25
21. Carex salina (?)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30
22. Angelica litoralis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23. Urtica dioica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24. Avena elatior	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25. Spiraea ulmaria	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26. Rumex maritimus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27. Sonchus arvensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28. Galium aparine	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29. Lycopus europaeus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30. Carex gracilis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31. Cakile maritima	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32. Valeriana excelsa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33. Lysimachia thyrsiflora	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34. Sedum telephium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35. Galium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36. Scutellaria galericulata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37. Cardamine pratensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38. Ranunculus repens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
39. Conium maculatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
40. Vicia cracca	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41. Potentilla erecta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
42. Rubus idaeus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
43. Prunus spinosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
44. Veronica chamaedrys	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
45. Achillea millefolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46. Viola tricolor	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
47. Galium verum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
48. Festuca ovina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49. Festuca rubra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50. Anthoxanthum odoratum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1. Wassergehalt des Bodens	—	—	—	—	—	—	—	86 %	—	—	—	—	—	—	—
2. Salzgehalt des trockenen Bodens	—	—	—	—	—	—	—	25,8%	—	—	—	—	—	—	—
3. Salzgehalt des naturfeuchten Bodens	—	—	—	—	—	—	—	3,9%	—	—	—	—	—	—	—
4. Wasserstoffionenkonzentration	—	—	—	—	—	—	—	p_H 5,9 (H_2S)	—	—	—	—	—	—	—

4.

Quadrattaxierung auf 1 qm entlang Linie II. 29. Juni 1925.
er schwer zu taxieren.

Grasboden beginnt.

0	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	4	3	5	—	5	4	12	5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
-	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	8	5	7	12	12	41	27	27	30	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Protokoll 5.

Klapperstrand. Südseite von Sandhamn auf Hallands Väderö. Linien-Quadrattaxierung mit 1 qm entlang Linie III. 30. Juni 1925.

1—14 Tangwall	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
1. Glyceria maritima .	9	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. Matricaria inod. mar.	2	—	—	—	2	2	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3. Atriplex latifolium .	22	11	68	13	4	—	1	—	3	—	7	42	53	67	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	14	—	—	—	—	—	—	—
4. Atriplex litoralis . .	3	4	18	19	5	3	3	—	6	4	15	53	100	69	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	38	—	—	—	—	—	—	—
5. Festuca rubra . . .	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6. Scirpus maritimus .	—	11	84	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7. Potentilla anserina .	—	—	11	29	—	—	—	—	—	2	32	47	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—
8. Agrostis stolonifera .	—	—	4	2	—	—	3	—	4	4	3	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9. Sedum telephium .	—	—	—	—	3	9	17	24	25	13	8	9	1	11	13	12	21	21	14	9	3	2	3	—	—	—	—	1	3	—	1	3	—
10. Silene maritima . .	—	—	—	—	11	25	—	14	41	9	—	—	—	—	1	—	5	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11. Ramalina scopulorum	—	—	—	—	6	6	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12. Placodium murale .	—	—	—	—	—	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13. Galeopsis tetrahit . .	—	—	—	—	3	3	2	—	1	4	4	—	—	—	—	—	—	—	—	8	5	6	11	19	12	16	6	2	3	—	—	—	—
14. Festuca ovina . . .	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	42	89	50	48	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15. Conium maculatum .	—	—	—	—	—	—	1	—	2	27	2	—	—	1	2	—	—	—	1	—	—	—	—	2	4	5	1	2	—	3	—	—	—
16. Lotus corniculatus .	—	—	—	—	—	—	—	—	6	32	—	—	—	2	9	11	8	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17. Plantago lanceolata .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	3	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—
18. Plantago major . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19. Avena elatior . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	4	11	17	19	31	59	100	54	72	92	100	82	24	64	100	100	98	100	85	—
20. Polygonum aviculare	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21. Sonchus arvensis . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—
22. Rumex crispus . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23. Potentilla reptans .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	2	11	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24. Galium verum . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	63	40	42	44	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25. Sedum acre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26. Rumex acetosa . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27. Achillea millefolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	8	11	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28. Myosotis arvensis .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	9	—	—
29. Cirsium arvense . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30. Urtica dioica . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	47	28	23	16	3	6	13	6	13	7	3	7	1
31. Prunus spinosa . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	63	7	—	—	—	—	—	6	—
32. Cirsium palustre . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—
33. Rubus idæus . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	6	—	—
34 Lythrum salicaria .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
35. Galium palustre . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
36. Ranunculus repens .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—
37. Solidago virgaurea .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—
38. Rosa spec.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—
39. Triticum repens . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—

Über die Verteilung der Pflanzen im Hälledammen sei kurz noch folgendes hervorgehoben.

Die beiden Agrostis-Arten, stolonifera und canina, sind ökologisch recht scharf getrennt: Die erstere befindet sich am trockeneren Rand, die letztere hat ihre Verbreitung weit mehr in einer feuchteren Zone. Die beiden Carex-Arten, Goodenoughii und vesicaria, die ja auch morphologisch scharf getrennt sind, trennen sich ökologisch noch schärfer in der äußeren bzw. inneren Zone (vgl. Protokoll 1). Ausgesprochene Sumpfpflanzen sind Scirpus palustris, Glyceria

Fig. 14. Scirpus maritimus in einer Bucht bei Killan an der Ostküste der Insel. Im Hintergrund ein Erlensumpf.

fluitans und Oenanthe aquatica, mit scharfer Grenze gegen die Randzonen. Mehr plastisch verhalten sich Lythrum salicaria und Lysimachia vulgaris, die zwar die Ränder bevorzugen, aber doch mit allmählich abnehmender Frequenz gegen die Mitte vordrängen.

Die zweite Karte der Taf. 10 führt einen anderen offenen Sumpftypus, nämlich von halischem Charakter, vor. Das Gebiet ist eine kleine Lagune, gebildet durch Aufschwämmung von Tang. Hinter dem Tangwall fließt ein langsamer Strom von süßem Grundwasser herab. Es besteht also hier ein Übergang von halischen Sumpfpflanzen (Scirpus maritimus [Fig. 14], Aster tripolium) zu solchen von nicht halischem

Charakter (Iris pseudacorus, Juncus conglomeratus, Lycopus europaeus u. a.). Man findet auch Sumpfpflanzen von quasi-halischem Typus, wie Lythrum salicaria, Carex salina usw. (siehe Protokolle 3—5).

Auf Grund der geringen Wasserkapazität der Unterlage (Geröll, Klapper) sind die Übergänge von hydrischer zu xerischer Vegetation recht scharf. Mit steigender Entfernung von dem Meere werden auch hier die halischen Typen Crambe, Cakile, Angelica von Wiesenpflanzen wie Cardamine, Vicia cracca, Veronica chamaedrys, Galium verum, Anthoxanthum odoratum usw. ersetzt. Es gibt auch in diesem Gebiet Beispiele auf Ökotypen mit strenger Ortsspezialisierung und scharfen Verbreitungsgrenzen, wie Scirpus maritimus und Potentilla anserina (die immer den trockeneren Tangwällen folgen), und Ökotypen mit großer Ortsplastizität, wie Galeopsis tetrahit, Urtica dioica, Spiraea ulmaria. Der große Wert von genauen Vegetationsanalysen in Gebieten mit ausgeprägter Zonierung besteht eben darin, daß man eine Grundlage erhält für die Beurteilung der ökologischen Plastizität der Ökotypen. Es leuchtet ein, daß das Ziel erst dann voll erreicht wird, wenn parallel mit der Vegetationsanalyse eine genaue Kartierung (auch mit Angabe von Höhendifferenzen) und eine orientierende pedologische Analyse durchgeführt wird.

Mit einigen Worten sei hier endlich die praktische Ausführung der Karten und Tabellen gestreift. Nach dem Vorgang Vallins (17) erscheint es zweckmäßig, an den Karten die „Charakterpflanzen" mit besonderen Farben darzustellen und mit besonderen Zeichen dann die übrigen hervortretenderen Kommensalen anzugeben. Die Wahl der „Charakterpflanzen" ist natürlich immer ein bißchen subjektiv, die objektiven Belege geben dann immer die Tabellen. Diese letzteren sollen natürlich niemals mit taxonomischer Ordnung der Pflanzen ausgestattet werden. Es sollte vielmehr eine Ordnung nach Ökotypen durchgeführt werden. Sind mehrere Schichten vorhanden, so sollen die Pflanzen der oberen Region vorangehen usw. Durch die Aufstellung der Tabellen nach Ökotypen gewinnt man einen viel besseren Überblick über die Physiognomie der Vegetation, als wenn nach taxonomischen Gesichtspunkten klassifiziert wird.

c) Ökologie der Strandpflanzen.

Die Bewohner der unteren supralitoralen Zonen zeigen häufig einen höheren osmotischen Druck als die Bewohner der oberen Zonen.

Die höchsten Drucke, bis etwa 47 Atm. (siehe 5 b), wurden in Atriplex-Arten gemessen. Aster tripolium, Glaux maritima, Salsola kali und Spergularia salina, sämtliche von der unteren supralitoralen Zone, zeigten Drucke von etwa 30 Atm. Einen niedrigeren Druck hatte Honckenya peploides (etwa 16—18 Atm.), der meistens nicht bis in die Hochwasserzone geht. Auffallend niedrige Drucke weist die stark sukkulente Suaeda maritima auf (7,5 Atm.).

Es sei hier angemerkt, daß häufig beträchtliche Unterschiede im osmotischen Druck von Mesophyll und Epidermis vorhanden sind. Ferner erhält man recht abweichende Resultate je nach der plasmolysierenden Lösung, ob mit NaCl, Glukose, Mg- oder Ca-Chlorid, oder Ca-Nitrat gearbeitet wird. Übrigens bleibt bei der Beurteilung der ökologischen Bedeutung des osmotischen Druckes immer die Fähigkeit des schadlosen Welkens im Auge zu behalten, wodurch z. B. die Sukkulenten ihr volles Sättigungsdefizit ausnützen können. Endlich soll auch der Quellungsdruck, der bei den schleimgefüllten Sukkulenten und Halophyten wohl erheblich sein kann, im Anschluß an Beobachtungen und Vorstellungen von Mc Dougal[1]) und H. Walter[2]) in Betracht gezogen werden. Im allgemeinen kann man jedoch sagen, daß ein Parallelismus besteht zwischen der Höhe des osmotischen Druckes und dem Grad des Halophytismus, d. h. diejenigen Pflanzen, die die höchsten Drucke aufweisen, nehmen die untersten Zonen ein.

Als eine halische Anpassung darf auch die Tatsache aufgefaßt werden, daß die untersuchten Strandpflanzen eine sehr geringe Permeabilität für reine Lösungen von NaCl und $MgCl_2$ aufweisen. Auch wenn Aster tripolium oder Atriplex hastatum in der Litoralzone stehen und von den Wellen übergespült werden, so steigt doch ihr Gehalt an Chlor selten über den des Wassers. So wurde in Aster 2,38%, in Atriplex sarcophyllum 1,90% Chlorid, als NaCl berechnet, gefunden.

Eine bemerkenswerte Salzakkumulierung (bis 6,38%) fand dagegen in Honckenya peploides statt, die ja nicht in die Litoralzone herabdringt. Auch Atriplex hastatum-Exemplare von höheren Zonen akkumulieren recht viel Chlorid (bis 4%). Da häufig mehr Chlorid aufgenommen wird als entsprechend dem Gehalt des umgebenden Wassers, so liegt hier offenbar eine Regulation vor, in Richtung gegen die Erhaltung eines osmotischen Überdruckes. Pflanzen, die nicht ausgesprochen halisch adaptiert sind, wie Armeria elongata, gehen schon in Salz-

1) Hydration and Growth. 1920.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, Bd. 62, S. 145; Zeitschr. f. Bot. 1924, S. 353.

lösungen ein, die 0,5 % Chlorid enthalten. Es scheinen die stark halischen Pflanzen die Aufnahme des Chlorids mehr einschränken zu können als die weniger halisch adaptierten Pflanzen.

Was die Transpiration der Halophyten anbelangt, so zeigte sich kein Parallelismus zwischen Salzaufnahme und Geschwindigkeit der Transpiration. Ein Ergebnis, das sich mit Resultaten von Fitting[1]), Delf[2]) und Faber[3]) deckt. Der „xeromorphe" Habitus der Halophyten wird wohl heutzutage, besonders nach den neueren Untersuchungen Stockers[4]), als ein Schein aufgefaßt. In der Tat transpirieren die

Fig. 15. Atriplex sarcophyllum, ein Halophyt aus der unteren supralitoralen Zone. Verf. photo.

meisten Halophyten sehr beträchtlich. Man darf wohl aber hier nicht zu stark verallgemeinern. In einer Studie über zwei nahestehende Atriplex-Formen, Atriplex hastatum, von der supralitoralen Zone, und Atriplex sarcophyllum (Fig. 15), von der Litoralzone, fand ich (5 b) recht starke Unterschiede des anatomischen Baues, die eine Einschränkung

1) Zeitschr. f. Bot. 1911, S. 209.

2) Annals of Botany 1911, Bd. 25, S. 485.

3) Ber. d. d. bot. Ges. 1913, Bd. 31.

4) Zeitschr. f. Bot. 1923, S. 1; 1924, S. 289, 311. Die Naturwissenschaften 1924, S. 637.

der Transpiration der letzteren Form bedingen. Sarcophyllum hatte pro Einheit Blattfläche nur halb so viele Spaltöffnungen wie Hastatum. Der trichterförmige Vorhof der Stomata ist bei Sarcophyllum etwas tiefer. Transpirationsversuche zeigten nun auch, daß Hastatum etwa zweimal so stark transpiriert wie Sarcophyllum.

Als weitere Eigentümlichkeit der litoralen Sarcophyllum-Form von Atriplex sei ihr niedriger Chlorophyllgehalt hervorgehoben. Nach colorimetrischer Messung des alkoholischen Blattextraktes hat Hastatum etwa dreimal so viel Chlorophyll pro Einheit Blattfläche als Sarcophyllum, was zum größten Teil auf die größere Zahl der Chloroplasten beruht. Die Sachsche Jodprobe lehrte, daß die Sarcophyllum-Form schwächer als die Hastatum-Form assimiliert, was mit den sonstigen Erfahrungen über die Bedeutung des Chlorophyllgehaltes stimmt.

Auch von Aster tripolium wurden Formen aus der Litoralzone mit Formen aus der supralitoralen Zone verglichen. Es zeigte sich, daß die Litoralform etwa fünfmal dickere Blätter als die Supralitoralform hat. Der Chlorophyllgehalt ist pro Gewicht berechnet etwa ein Fünftel, pro Einheit Blattfläche ist der Gehalt etwa gleich. Jodproben zeigten auch dementsprechend etwa gleiche Assimilationsintensität der beiden Blattypen. Ein Unterschied in der Transpirationsintensität konnte nicht festgestellt werden.

Die halische Adaptation scheint, nach diesen Beispielen zu urteilen, eine Vergrößerung der Zellen, eine Verringerung der Chloroplastenzahl (nebst Verkleinerung der Chloroplasten selbst) und eine Überhandnahme der gelben Farbstoffe mitzuführen. Atriplex und Aster verhalten sich in dieser Hinsicht gleich. Weniger typisch ist dagegen die Verringerung der Zahl der Stomata, die wir bei den Atriplex-Litoralformen fanden. Bei Aster hat nämlich die Litoralform etwa dieselbe Zahl von Stomata pro Blattfläche wie die supralitorale Form.

Für die Zonierung der Vegetation am Strande des Meeres ist nicht nur die von unten nach oben hin abnehmende Salzkonzentration, sondern auch der in gleicher Richtung abnehmende Wassergehalt des Bodens wichtig. Was die Salzkonzentration anbetrifft, so nimmt diese häufig viel schneller nach oben hin ab, als man früher angenommen hat (5a). Sehr viel Einfluß hat natürlich hier die Exposition, indem auf einem Felsenstrand die Überspritzungszone breiter ist als auf einem Sandstrande.

Der Wassergehalt nimmt an dem Dünenstrand rasch ab. Man beobachtet in dem kleinen Dünengebiet auf der Ostküste von Hallands

Väderö (bei Sandhamn) etwa 1 Fuß unter der Oberfläche im Sommer eine Schicht von höherer Feuchtigkeit, die offenbar von den Niederschlägen stammt. Die Wurzeln der Dünengräser, z. B. Corynephorus canescens, haben hier eine stark horizontelle Ausbreitung. Unterhalb dieser Zone ist der Sand wieder trockener, bis in einer Tiefe von 1 oder 2 m das Grundwasser eine zweite Zone optimaler Feuchtigkeit schafft, aus der die tiefer gehenden Wurzeln ihr Wasser schöpfen.

Spezielle Verhältnisse werden an Orten geschaffen, wo der Boden infolge eines starken abwärts gehenden Grundwasserstromes versumpft. Man findet hier eine bunte Mischung von Halophyten und Süßwassersumpfpflanzen (s. S. 194). Holmgren (9), der die Vegetation auf den modernden Tangwällen (schwedisch „tångävja") untersucht hat, findet eine Zonierung in der Weise, daß die Frequenz der typischen Sumpfpflanzen nach unten hin abnimmt, während die Frequenz der Halophyten zunimmt, wie aus folgender kleinen Tabelle hervorgeht (Wassergehalt des Substrates 80%).

	Frequenz			
	4. (oben)	3.	2.	1. (unten)
Juncus effusus (Sumpfpflanze) . . .	84%	—	23%	3%
Bidens tripartita (Sumpfpflanze) . .	67%	52%	49%	9%
Rumex maritimus (Halophyt)	—	6%	29%	36%

Auch in der Arbeit Vallins (17) findet man Beispiele auf diese Zonierung. Ein Faktor, der die Vegetation der Tangwälle bestimmt, ist auch der Nitratgehalt, der nach Holmgren (9) meistens hoch ist. Fast alle Tangpflanzen sind Nitratspezialisten. Der Salzgehalt der feuchten Tangwälle ist gering, ausgenommen an den untersten Teilen, wo er bis zu dem Gehalt des Meereswassers steigt (vgl. Protokoll 4, S. 206). Sumpfpflanzen, die sehr salzscheu sind, wie Galium palustre, machen aber schon am obersten Rand halt. Noch ein Faktor von Bedeutung für die Vegetation der modernden Tangwälle ist die Azidität, die zum großen Teil von Schwefelwasserstoff verursacht wird (9).

d) Kohlensäureassimilation von Sonnenpflanzen und Schattenpflanzen.

Der Schwerpunkt der experimentellen Arbeit an der Station sind seit 1920 Untersuchungen über die Kohlensäureassimilation in ihrer Abhängigkeit von Licht, Temperatur und Kohlensäuregehalt der Luft. Für die Ermittelung der Lichtkurve der Assimilation, sowie für eine Reihe von Untersuchungen über den Einfluß der Kohlensäurekonzentration wird ein Apparat benutzt, der in der Abhandlung des Verfassers

in Svensk Bot. Tidskr. 1921 (7) beschrieben wird. Dieser Apparat stellt eine Kombination von Assimilationskammer und Analysenapparat nach der Barytmethode dar; er ist leicht tragbar und größtenteils aus Metall gebaut und kann deswegen im Freien an beliebigen Orten aufgestellt werden, was für die Ermittelung der ökologischen Lichtkurve der Assimilation sehr vorteilhaft ist. Mit diesem Apparat haben auch Stålfelt (6, 8, 18) und Johansson (12, 22) ihre ausgedehnten Studien über die Assimilation von Apfelbaum, Kiefer, Fichte, bzw. Farnkräutern ausgeführt.

In diesem Apparat findet die Assimilation in beinahe ruhiger Luft statt. Eine Umrührung erfolgt nur auf Grund von Diffusion oder Konvektion. Bei kleinen Objekten und relativ geringer Assimilationsintensität ist dieser Übelstand nicht entscheidend, für größere Objekte ist strömende Luft vorzuziehen. Bei strömender Luft kann auch die Assimilationskammer viel kleiner gemacht werden, was die Temperaturregulierung sehr erleichtert. Seit 1924 wird deshalb mit einer Versuchsanordnung gearbeitet, wo Assimilationskammer und Analysenapparat getrennt sind. Namentlich sind alle Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Assimilation bei normalem Kohlensäuregehalt mittels dieser Methode ausgeführt, die in Biochem. Zeitschr. 1924 (21) näher beschrieben wird (siehe auch S. 347 ff. hier). Als Analysenapparat wurde hierbei der „Glockenapparat" (siehe Lundegårdh, Biochem. Zeitschr. 1922, Bd. 131, S. 109) benutzt, der eine große Exaktheit ermöglicht. Derselbe Apparat wird für die Luftanalyse im freien Feld (Bestimmung des Kohlensäurefaktors) benutzt.

Die Untersuchungen des Verfassers von 1920 (7) umfaßten die Ermittelung der Lichtkurven von einigen Wald- und Strandpflanzen. Es zeigte sich ein verschiedener Verlauf der Lichtkurve für die Sonnenpflanzen und die Schattenpflanzen, indem bei den letzteren die Kurve oberhalb einer gewissen mittleren Lichtintensität weiter zu steigen aufhört.

Ähnliche Beobachtungen machte Stålfelt für die Sonnenblätter und Schattenblätter des Apfelbaumes (6) und der Koniferen (8). Johansson (22) untersuchte mit ähnlichem Resultat einige Farne, Eupteris aquilina und Dryopteris-Arten.

Bei seinen fortgesetzten Studien fand Johansson (22) einen erheblichen Einfluß des Öffnungszustandes der Stomata, indem diese sich bei den Schattenpflanzen bei höheren Lichtintensitäten, die fast immer mit niedriger Luftfeuchtigkeit korrelieren, schließen, wodurch die Assimilationsintensität rasch sinkt. Die ökologische Lichtkurve der

Schattenfarne ist deshalb eine Optimumkurve. Bei Sonnenfarnen ist die Hemmungswirkung der Stomata bedeutend geringer.

Auch bei den Koniferen wird die Assimilationsintensität weitgehend durch den Öffnungszustand der Spaltöffnungen kontrolliert, wie die Untersuchungen Stålfelts (15) lehren. Stålfelt, der als erster auf diese Tatsache aufmerksam gemacht hat, setzte später seine Untersuchungen über Stomata fort (siehe S. 236).

Als weitere Faktoren, die die Assimilationsintensität kontrollieren, wurde das Alter der Koniferennadeln und der Entwicklungszustand der Farnblätter festgestellt (18, 22). Auch der Chlorophyllgehalt erwies sich als ein Faktor von Bedeutung (8, 10, 16).

Besondere Aufmerksamkeit wurde dem Kohlensäurefaktor gewidmet. Schon in der ersten Mitteilung hierüber (7) wurde aufgezeigt, daß der Kohlensäuregehalt der Atmosphäre in der Regel ein Faktor im Minimum ist. Weitere Studien vom Verfasser (16, 21), Stålfelt (8, 18) und Johansson (22) bestätigten dieses. Als besonders wichtig muß der Befund betrachtet werden (7, 16), daß die Wirkung einer Erhöhung des Kohlensäurefaktors auch dann besteht, wenn das Licht im Minimum ist. Die Ergebnisse über die gegenseitige Wirkung der Faktoren Licht und Kohlensäure führten zur Formulierung des Relativitätsgesetzes der Kohlensäureassimilation:

Steigerung eines Faktors um einen gewissen Bruchteil ruft eine um so erheblichere Steigerung der Assimilationsintensität hervor, je mehr im Minimum der Faktor ist.

In den letzten Jahren wurde auch dem Temperaturfaktor immer größere Aufmerksamkeit gewidmet. Es zeigte sich bei der Untersuchung, daß die Temperaturkurve der Assimilation in ihrem Verlauf stark von den übrigen Faktoren Licht und Kohlensäurekonzentration abhängt. Speziell das Optimum hat keine fixe Lage, sondern wird je nach der relativen Intensität der anderen Faktoren verschoben in der Weise, daß im Maximumgebiet des Lichts und der Kohlensäure das Optimum eine hohe Temperaturlage hat, während es im Minimumgebiet der genannten Faktoren bei niedriger Temperatur auftritt. Das „Normaloptimum" der Sonnenblätter (bei vollem Tageslicht und 0.03 Vol.-% Kohlensäuregehalt der Luft) liegt um 20° herum, während das „Normaloptimum" der Schattenblätter (Schattenlicht und 0.03 Vol.-% Kohlensäuregehalt) um 10° herum auftritt. Eine hohe Lage des Optimums bei etwa 30° tritt erst bei vollem Licht und hohem Kohlensäuregehalt auf.

Diese Tatsachen, die anfangs an Kartoffelblättern ermittelt wurden (21), wurden neulich durch Untersuchungen an anderen Pflanzen erhärtet (siehe S. 273). Es zeigte sich hierbei, daß die Temperaturkurve im allgemeinen einen periodischen Verlauf hat, und daß die stärkeren Wellen mit den jeweiligen Optimas zusammenfallen. Die Lage des „Normaloptimums" scheint ferner ein ökologisches Charakteristikum zu sein in der Weise, daß z. B. Frühlingspflanzen ein niedrigeres Normaloptimum als Sommerpflanzen haben. Die Assimilationsfunktion ist also auch in dieser Hinsicht ökologisch adaptiert. Der Verlauf der Lichtkurven konnte ja als eine Adaptierung in bezug auf den ökologischen Lichtfaktor gedeutet werden (7, 16) und auch die kontrollierende Tätigkeit der Spaltöffnungsbewegungen erwies sich, wie oben erwähnt, nach Johansson (22) als adaptiert in bezug auf den Lichtfaktor des Standortes.

Die in der Station durchgeführten Untersuchungen über die Ökologie der Kohlensäureassimilation gehen also in der Richtung, daß diese Funktion in ihrer Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren die örtliche Ausbreitung der Pflanzen abspiegeln kann.

Als einen Indikator für den ökologischen Standard der Assimilation kann auch der Kompensationspunkt $\left(\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}} = 1\right)$ dienen. In den Arbeiten von Lundegårdh (7, 10, 16), Stålfelt (8, 18) und Johansson (22) finden sich Angaben hierüber. Es zeigte sich ganz allgemein, daß Sonnenpflanzen eine höhere Lichtlage des Kompensationspunktes als Schattenpflanzen aufweisen.

e) Lichtfaktor und Kohlensäurefaktor des Standortes.

Mittels eines photographischen Photometers besonderer Konstruktion wurden die täglichen Schwankungen des Lichtfaktors in verschiedenen Standorten registriert (11). Die rot-gelb-grünen (rg) und blau-violetten (bv) Gebiete des Spektrums wurden getrennt aufgenommen und es zeigte sich unter anderem, daß im Laubschatten die rg-Strahlung relativ weniger herabgesetzt ist als die bv-Strahlung.

Eine Diskussion der photometrischen Ergebnisse im Zusammenhang mit den Ergebnissen über Lichtabhängigkeit der Assimilation lenkte die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung der „Sonnenflecke" für die Schattenpflanzen. Es zeigte sich ferner, daß extreme Schattenpflanzen wie Oxalis acetosella im Sommer häufig unter dem Kompensationspunkt stehen, wodurch das Problem der Frühlingspflanzen eine experimentelle Begründung erlangt.

Als methodisch bedeutungsvolles Resultat sei endlich hervorgehoben, daß die Angabe von „Lichtsummen" aus längeren Intervallen für die Beurteilung der wirklichen Kohlehydratproduktion der Pflanzen einen sehr fraglichen Wert hat. Man muß das Licht innerhalb von kurzen Intervallen registrieren und hieraus die jeweilige Assimilationsintensität berechnen.

Der Kohlensäurefaktor verschiedener Standorte ist an der Station der Gegenstand ausgedehnter Untersuchungen. Wir verfügen über ein Material von Zehntausenden von Analysen, die alle mit dem „Glockenapparat" ausgeführt sind (16, 20).

Entgegen früherer Anschauungen hat es sich gezeigt, daß der Kohlensäuregehalt der freien Luft erheblichen durchschnittlichen Schwankungen, etwa ± 15 % des Mittelwertes, unterliegt. Noch viel stärker variiert der Kohlensäurefaktor in der Bodenschicht der Atmosphäre, also im Niveau der assimilierenden Pflanzen. Als besonders wichtiges Resultat mag hier hervorgehoben werden, daß der Kohlensäurefaktor weitgehend von der Bodenatmung (= Kohlensäureproduktion des Bodens) bestimmt wird (16, 23). Da die Bodenatmung in Abhängigkeit von klimatischen Faktoren, besonders der Regenmenge, steht, so findet man eine Korrelation zwischen Niederschlag und Höhe des Kohlensäurefaktors (siehe auch die Mitteilung Prof. Fehérs, S. 335). Die Apparatur der Bodenatmungsbestimmung ist in Fig. 16 abgebildet.

Fig. 16. Apparatur für Bodenatmungsbestimmung. Links die „Atmungsglocke", mittels eines Schlauches mit dem Analysenapparat (rechts) verbunden. Verf. photo.

Verschiedene Eingriffe in den Boden beeinflussen die Bodenatmung, so die Zufuhr von Mineralsalzen oder Humusstoffen, auch

mechanische Lockerung. Hierdurch ist es möglich, in der Landwirtschaft durch geeignete Bodenbehandlung die Kohlensäureernährung der Kulturpflanzen zu steigern (= indirekte Kohlensäuredüngung).

Die Wirkung des Kohlensäurefaktors auf das Wachstum der Pflanzen wurde in recht umfangreichen Versuchsreihen studiert, sowohl auf dem freien Felde wie im Gewächshaus. Es zeigte sich überall, entsprechend den Assimilationsversuchen, daß eine Erhöhung des Kohlensäuregehaltes der Luft eine Erhöhung des Wachstums bewirkt. Der Kohlensäurefaktor hat also sowohl ökologisch (betreffs natürlicher Pflanzengesellschaften) wie praktisch (betreffs Kulturpflanzen) Bedeutung.

Als Hauptresultat der Untersuchungen über die Kohlensäureverhältnisse in der Natur hat sich herausgestellt, daß der Kohlensäurefaktor ein klimatisch-edaphischer Standortsfaktor ist (vgl. 20). Im Zusammenhang mit der Kohlensäureproduktion des Bodens wurde auch eine Methode der Bestimmung der Durchlüftung des Bodens herausgearbeitet (16). Diese Methode gründet sich auf den Diffusionsaustausch, der nach Romell (24) und dem Verfasser den überwiegenden Teil des Gasaustausches des Bodens besorgt.

f) Ökologisch spezialisierte Formen.

Eine Reihe von Arten, die auf Hallands Väderö angetroffen werden, kommen sowohl im Walde wie an dem Strande vor. So Solanum dulcamara, Lythrum salicaria, Sedum telephium. Die Waldform hat meistens viel größere, aber dünnere und dunklere Blätter als die Strandform, und es bestehen Differenzen in bezug auf den anatomischen Bau, die Behaarung usw. Ökologische Formen finden sich auch von Pflanzen, die teils an dem Meeresstrand, teils im Binnenland wachsen. So von Atriplex hastatum, Lotus corniculatus, Matricaria inodora und viele andere. Die Meeresstrandformen sind meistens sukkulenter als die Binnenlandformen und zeigen auch andere morphologische und physiologische Eigenheiten. Wir haben S. 212 ökologische Typen sogar von verschiedenen Zonen des Strandes erwähnt.

Diese ökologisch spezialisierten Formen, die in der Systematik als Varietäten, Mikrospezies usw. bezeichnet werden (siehe 20, Kap. 10), sind von Turesson zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden (26). Turesson, der auch in Hallands Väderö Formen gesammelt hat, nennt dieselben Ökotypen in dem Fall, daß sie genotypisch fixiert sind. Daneben kommen Standortsmodifikationen vor, und in gewissen Fällen, wie z. B. betreffs Atriplex, sind Ökotypen und Modi-

fikationen von ähnlichem Aussehen gemischt auf dem Standort zu finden. Wenn man einen Ökotypus transportiert, so wird er auch auf dem neuen Standort seine Eigenart weitgehend behalten, wogegen eine Modifikation bald zurückgeht. Ganz sicher kann man natürlich die Modifikation von dem Ökotypus erst durch genetische Analyse unterscheiden.

Vom ökologischen Standpunkt ist es interessant, zu sehen, daß Formen, die systematisch sehr nahestehend sind, häufig getrennte Standorte aufsuchen. Es sei hier beispielsweise an die nahestehenden Arten Silene venosa und Silene maritima, Agrostis stolonifera und Agrostis canina erinnert. Die letzteren Arten zeigen eine sehr schöne Zonierung in dem offenen Waldsumpf Hälledammen (siehe Fig. 12). Die Forstleute haben ja seit langer Zeit Erfahrungen über Klimarassen und dergleichen gesammelt, die in dieselbe Richtung wie die Erfahrungen Turessons gehen. So scheinen unsere gewöhnlichen Nadelbäume ein Gemisch von zahlreichen ökologisch spezialisierten Formen zu sein, was für den Anbau neuer Flächen und für die Wahl geeigneter Samen sehr wichtig ist. Die Untersuchungen Turessons haben einen großen prinzipiellen Wert und sie lehren, wie wichtig es ist, bei der Analyse der Vegetation nicht nur möglichst scharf taxonomisch vorzugehen, sondern auch experimentell (genökologisch) die vorgefundenen Formen auf ihre genotypische Beschaffenheit zu prüfen.

Andererseits soll man wenigstens vorläufig diese genökologischen Fragen nicht allzusehr in die experimentalökologische Problemstellung hineinmengen. Die erste Aufgabe des Experimentalökologen ist die Ermittlung der Faktorenkurven der fundamentalen Funktionen, Kohlensäureassimilation, Atmung, Transpiration, Wachstum usw. und die Feststellung, in welchem Grade diese Kurven mit der klimatisch-edaphischen Beschaffenheit des Standortes harmonisieren. Die Ermittelung der genotypischen und phänotypischen Plastizität der Linnéschen Arten ist dann eine weitere Aufgabe, die wir zu den biotischen Faktoren zählen wollen (20, S. 396). Dieses Studium der biotischen Faktoren setzt aber immer die experimentalökologische Arbeit voraus, die wir als fundamental betrachten müssen. Ehe man weiß, wie sich die Funktionen einer Pflanze gegenüber den Faktoren verhalten, und namentlich ehe man den Standort zahlenmäßig als ein System von Faktoren von bestimmter Stärke und bestimmter Variationsbreite ausdrücken kann, ist es kaum denkbar, an das Problem der Plastizität der Arten mit Erfolg heranzutreten.

Mitteilungen der Ökologischen Station der Hallands Väderö, 1916—1926.

1. Lundegårdh, H., Über Blütenbewegungen und Tropismen bei Anemone nemorosa. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1916, Bd. 57, S. 80.
2. — Die Orientierungsbewegungen der Blätter von Buche und Ahorn. Svensk bot. tidskr. 1916, Bd. 10, S. 438.
3. — Physiologische Studien über die Baumarchitektonik. Kgl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar., 1916, Bd. 56, Nr. 3.
4. Turesson, G., The cause of plagiotropy in maritime shore-plants. Lunds Universitets Årsskrift. N.F. Avd. 2, 1916, Bd. 16, Nr. 2.
5. Lundegårdh, H., Ekologiska och fysiologiska studier på Hallands Väderö (with english summary), Botaniska Notiser, a) 1918, S. 265; b) 1919, S. 1.
6. Stålfelt, M. G., Ljuset i fruktträdkronorna. Sveriges Pomologiska Förenings Årsskrift, 1920, S. 125.
7. Lundegårdh, Ecological studies in the assimilation of certain forest-plants and shore-plants. Svensk botan. tidskr., 1921, Bd. 15, S. 46.
8. Stålfelt, M. G., Till kännedom om förhållandet mellan solbladens och skuggbladens kolhydratsproduktion. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt, 1921, Nr. 5, S. 221.
9. Holmgren, V., Bidrag till tångävjans ekologi. Botaniska Notiser, 1921, S. 49.
10. Lundegårdh, H., Zur Physiologie und Ökologie der Kohlensäureassimilation. Biolog. Centralbl., 1922, Bd. 42, S. 337.
11. — Pflanzenökologische Lichtmessungen. Biolog. Centralbl., 1923, Bd. 43, S. 404.
12. Johansson, N., Zur Kenntnis der Kohlensäureassimilation einiger Farne. Svensk botan. tidskr., 1923, Bd. 17, S. 215.
13. Lundegårdh, H., Beiträge zur Kenntnis der theoretischen und praktischen Grundlagen der Kohlensäuredüngung. Angewandte Botanik, 1922, Bd. 4, S. 120.
14. — Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration in Gegenwart von Salzen auf das Wachstum von Gibberella Saubinetii. Biochem. Zeitschr., 1924, Bd. 146, S. 564.
15. — Über die Interferenzwirkung von Wasserstoffionen und Neutralsalzionen auf Keimung und Wachstum des Weizens. Biochem. Zeitschr., 1924, Bd. 149, S. 209.
16. — Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924.
17. Vallin, H., Ökologische Studien über Wald- und Strandvegetation, mit besonderer Berücksichtigung der Erlensümpfe auf Hallands Väderö in SW-Schweden. Dissertation, Lund 1925.
18. Stålfelt, M. G., Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingelser. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt, 1924. H. 21, Nr. 5.
19. Erman, C., Über Lichtorientierungen bei Iris-Blättern. Botaniska Notiser, 1926, S. 45.
20. Lundegardh, H., Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925.
21. — Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Biochem. Zeitschr., 1924, Bd. 154, S. 195.
22. Johansson, N., Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Dissertation. Stockholm 1926.

23. Lundegårdh, H., The carbon dioxide evolution in the soil and its influence upon crop growth. Soil science 1927.

24. Romell, L. G., Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor. Dissertation. Stockholm 1924.
25. Úlehla, Vl., Über den Einfluß der Wasserstoffionen auf einige niedere Pflanzen. Studia Mendeliana. Brünn 1923, S. 3.
26. Turesson, G., The genotypical response of plant species to the habitat. Dissertation. Lund 1922.
27. Ahlmann, H. W., Mechanische Verwitterung und Abrasion an der Grundgebirgsküste des nordwestlichen Schonen. Bull. of the Geol. Instit. of Upsala, 1916, Bd. 13, Nr. 2.

Einige Versuche über die Einwirkung verschiedener Belichtung auf die vegetative Entwicklung von Raphanus sativus L.

[Aus der ökologischen Station der Hallands Väderö in Schweden.]

Von **Nils Johansson**
(Stockholm).

Mit 7 Abbildungen im Text.

Bei den mannigfaltigen Wirkungen, die das Licht auf das Pflanzenleben ausübt, ist es natürlich, daß heutigen Tages eine ausgedehnte und vielseitige Literatur auf diesem Gebiete vorliegt. Was die formative Wirkung verschiedener Lichtverhältnisse betrifft, ist besonders durch die Arbeiten von Wiesner (1907) gezeigt worden, daß die meisten Pflanzen „normale" Entwicklung nur unter bestimmten Beleuchtungsverhältnissen erreichen, namentlich in bezug auf Lichtintensität. Während der letzten Jahre ist das Beleuchtungsproblem in origineller Weise von amerikanischen Forschern in Angriff genommen worden (Garner und Allard 1920, 1923; Adams 1923, 1924 u. a.). Dabei hat sich herausgestellt, daß nicht nur die Lichtintensität, sondern auch die tägliche Dauer der Belichtung für die Entwicklung der Pflanzen ausschlaggebend ist. Vor allem scheinen Blütenbildung und Fruchtreife von der Tageslänge abhängig zu sein, aber auch vegetative Organe, wie z. B. Knollen, werden in ihrer Entwicklung von der Beleuchtungszeit beeinflußt.

In der Absicht, einen näheren Einblick in diese Frage zu gewinnen, wurden von mir im Sommer 1926 einige Versuche mit Raphanus sativus L. ausgeführt, wobei nicht nur die Lichtintensität, sondern auch die tägliche Beleuchtungszeit variiert wurden. Die Wahl eines Knollengewächses als Versuchsobjekt bietet den Vorteil dar, daß man die hervorgerufenen Veränderungen sowohl betreffs der ober- wie der unterirdischen Organe leicht verfolgen kann. Außerdem ist es von Interesse, zu untersuchen, wie sich die Korrelation zwischen diesen beiden Organsystemen unter den verschiedenen Lichtverhältnissen verhält. Die betreffenden Versuche, deren Resultate hier vorgelegt werden sollen, wurden an der ökologischen Station auf Hallands Väderö ausgeführt.

Methodisches.

Die Kulturen wurden teils im Gewächshaus der Station, teils in Beeten im Freien angelegt. Für die Gewächshausversuche kamen kleine Holzkisten als Kulturgefäße zur Anwendung. Alle Kisten wurden mit einer vorher gut gemischten humusreichen Sanderde gefüllt und besät. Nach einigen Tagen, als die Keimpflanzen etwas herangewachsen waren, wurden alle überflüssigen entfernt, so daß in jeder Kiste nur zehn Stück zurückblieben. Diese wurden sorgfältig ausgewählt, so daß ein möglichst gleichförmiges Material erhalten wurde. Trotzdem zeigten sich aber bei der Ernte ziemlich große Variationen, da mir keine reine Linie zur Verfügung stand. Bei Bewässerung der Kulturen wurde darauf geachtet, daß jede Kiste so viel Wasser bekam, daß die Erde immer gesättigt war. Dank der verwendeten Sanderde, die vom Wasser leicht durchdrungen wird, bestand keine Gefahr einer Überwässerung; denn eventuell überflüssiges Wasser konnte durch kleine Löcher im Boden der Kisten abfließen.

Die Kulturen wurden im Gewächshaus so angeordnet, daß alle unter denselben Lichtverhältnissen standen. Der Lichtgenuß der Versuchspflanzen wurde aber dann dadurch variiert, daß die Lichtintensität bei einigen Kulturen durch Überdecken mittels feiner Netze aus schwarzem, losem Stoff herabgesetzt wurde (vgl. Garner und Allard 1920, S. 583). Diese Stoffnetze saßen ziemlich hoch über den Pflanzen, um eine gute Luftzirkulation nicht zu verhindern. Auch bei den im Freien ausgeführten Versuchen wurde dieselbe Einrichtung benutzt, um Abstufungen in der Lichtintensität zu erhalten. Im Gewächshaus wurden auf diese Weise zwei Abstufungen von schwachem Licht erhalten, nämlich durch Verwendung von einfachem bzw. doppeltem Netz, im Freien außerdem noch eine dritte Intensität durch Verwendung von drei Netzen.

Die Lichtintensitäten, die durch diese Anordnungen den Pflanzen zugute kamen, wurden mittels der Graukeilmethode von Eder-Hecht gemessen. An einem völlig klaren Tage wurden stündlich während des ganzen Tages gleichzeitige Bestimmungen der Intensität in den verschiedenen Kulturen mit Hilfe des Graphoskops Langer vorgenommen. Die für jede Stunde erhaltenen Lichtwerte wurden in Prozenten der gleichzeitig unter freiem Himmel bestimmten Intensität umgerechnet. Von den in dieser Weise erhaltenen Prozentzahlen ist im folgenden für jede Kultur der Tagesdurchschnitt angegeben, was also die mittlere Lichtintensität im Verhältnis zu derjenigen unter freiem Himmel bedeutet.

In den Versuchen mit wechselnder Beleuchtungszeit wurden die Kulturen zu bestimmten Tageszeiten mit großen grauen Pappschachteln bedeckt. Es ist einleuchtend, daß ein solches Verfahren nicht ohne Einfluß auf die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse sein kann. Um größere Differenzen in dieser Hinsicht möglichst zu vermeiden, wurde aber dafür gesorgt, daß die Schachteln gut durchlüftet wurden. Am unteren Rande der Schachtel war eine Spalte für den Luftzutritt, und außerdem waren die Wände so zusammengefügt, daß die Luft passieren, aber das Licht nicht hineindringen konnte. Alle diese Versuche wurden im Gewächshaus ausgeführt. Mit den erwähnten Vorsichtsmaßnahmen betreffend der Durchlüftung dürften die Unterschiede zwischen den „Schachtelkulturen" und den übrigen Gewächshauskulturen nicht allzu groß gewesen sein (vgl. Garner und Allard 1920, S. 559; Adams 1923, S. 82).

Die Serien.

Von den ausgeführten Versuchsserien werden hier nur die zwei vollständigsten besprochen werden, und zwar eine vom Gewächshaus (Serie I) und eine von den Freikulturen (Serie II). Obgleich die Resultate einiger vorhergegangener Serien im Gewächshaus vollständig mit diesen im Einklang stehen, so sind sie doch nicht hinreichend variiert, um wohlbegründete Schlüsse zu gestatten, und deshalb können sie hier ohne Schaden ausgeschlossen werden.

Serie I wurde am 26. Juli angelegt und am 20. August geerntet. Der Versuch umfaßte 14 Kulturen bei drei verschiedenen Lichtintensitäten, nämlich 23, 39 und 70 % des vollen freien Himmelslichtes. Von diesen Lichtstärken entspricht 70 % der vollen natürlichen Beleuchtung im Gewächshaus, und die übrigen wurden durch Überdeckung mit einem bzw. zwei Stoffnetzen erhalten. Die Variation der Intensität wurde mit verschiedenen Beleuchtungszeiten kombiniert, wie aus Tab. I ersichtlich ist. Die hellen Stunden gruppieren sich gleichförmig um 12 Uhr mittags, so daß z. B. die Sechsstundenserien die Zeit zwischen 9 Uhr vormittags und 3 Uhr nachmittags umfassen, die Achtstundenserien die Zeit zwischen 8 vormittags und 4 Uhr nachmittags usw. Besonders vorteilhaft war es, daß die Versuche in eine Periode schönen Wetters fielen, so daß die meisten Tage durchaus wolkenfrei waren. Die Erntezeit mußte natürlich willkürlich gewählt werden, wogegen der berechtigte Einwand gemacht werden könnte, daß die Resultate anders ausfallen würden, wenn die Wachstumszeit länger oder kürzer gewesen wäre. Bei der Ernte waren aber die Pflanzen in den am besten entwickelten Kulturen voll ausgewachsen, und die Abweichungen davon unter den

Tabelle I. Versuche im Gewächshaus.

Beleuchtungszeit	Lichtintensität %	Durchschnittliches Frischgewicht der Pflanzen in g		Durchschnittliches Trockengewicht der Pflanzen in g		Frischgew. der Wurzel in % vom Gesamtgew. der Pflanze	Gewicht von 100 cm² Blattfläche in g
		Wurzel	Blätter	Wurzel	Blätter		
6 Std.	39	0,18 ± 0,03	1,34 ± 0,15	0,009	0,057	11,8	2,46
6 „	70	0,32 ± 0,07	1,68 ± 0,14	0,016	0,080	16,0	2,71
8 „	23	0,28 ± 0,06	1,73 ± 0,13	0,013	0,078	13,9	2,21
8 „	39	0,77 ± 0,11	2,17 ± 0,21	0,036	0,095	26,2	2,02
8 „	70	1,40 ± 0,30	2,66 ± 0,27	0,059	0,115	34,5	2,28
10 „	23	1,04 ± 0,23	2,75 ± 0,20	0,050	0,122	27,5	2,19
10 „	39	2,28 ± 0,27	2,32 ± 0,22	0,102	0,103	49,6	2,28
10 „	70	3,70 ± 0,30	3,06 ± 0,31	0,174	0,147	54,9	2,66
12 „	23	2,10 ± 0,30	3,47 ± 0,33	0,094	0,159	37,7	2,31
12 „	39	3,31 ± 0,33	3,98 ± 0,27	0,137	0,166	45,5	2,32
12 „	70	4,78 ± 0,68	3,64 ± 0,47	0,221	0,166	56,8	2,97
Ganz. Tag	23	1,57 ± 0,44	3,50 ± 0,27	0,074	0,159	31,1	2,24
„ „	39	2,87 ± 0,37	3,85 ± 0,31	0,135	0,183	42,7	2,22
„ „	70	5,89 ± 0,73	4,11 ± 0,48	0,287	0,215	58,9	3,23

Tabelle II. Versuche im Freien.

Lichtintensität %	Durchschnittliches Frischgewicht der Pflanzen in g		Durchschnittliches Trockengewicht der Pflanzen in g		Frischgew. der Wurzel in % vom Gesamtgew. der Pflanze	Gewicht von 100 cm² Blattfläche in g	Anm.
	Wurzel	Blätter	Wurzel	Blätter			
22	2,37 ± 0,34	2,47 ± 0,18	0,128	0,159	48,9	2,84	unter Glasfenster
38	5,06 ± 0,44	3,02 ± 0,40	0,279	0,200	62,7	2,82	
68	7,71 ± 0,89	3,67 ± 0,35	0,432	0,264	67,8	3,24	
25	3,31 ± 0,27	3,03 ± 0,26	0,164	0,200	52,2	2,51	ohne Glasfenster
33	6,12 ± 0,50	3,26 ± 0,18	0,322	0,226	65,2	2,59	
56	7,94 ± 0,38	3,40 ± 0,23	0,423	0,249	70,0	2,58	
100	6,81 ± 0,62	2,49 ± 0,22	0,378	0,176	73,3	3,66	

verschiedenen Verhältnissen können als ein Ausdruck für die Verschiedenheit der Wachstumsgeschwindigkeit aufgefaßt werden. In Tab. I sind diejenigen Daten zusammengestellt, die bei der Ernte ermittelt wurden. Für das Frischgewicht der Wurzel und der Blätter habe ich die mittleren Fehler berechnet, um dadurch die Heterogenität des Materials zu beleuchten.

Die zweite Serie, die in Beeten im Freien ausgeführt wurde, dauerte zwischen 27. Juli und 21. August. In diesem Fall wurde nur die Lichtintensität variiert. Der Versuch zerfällt in zwei Abschnitte.

Drei Parzellen waren nämlich mit Glasfenstern bedeckt, an deren Unterseite die Netze befestigt waren, während die übrigen vier keine Glasfenster hatten. Im ersteren Falle wurden in den verschiedenen Parzellen 0, 1 und 2 Netze, im letzteren 0, 1, 2 und 3 Netze zur Abblendung des Lichtes verwendet. Sowohl Glas wie Stoff wurden etwa 20 cm hoch über den Pflanzen befestigt, um gute Durchlüftung zu ermöglichen. Jede Parzelle enthielt ungefähr 50 Pflanzen, und daraus wurden die Mittelwerte berechnet. Die mittleren Fehler sind an den Gewichten von 15—20 Pflanzen bestimmt. In Tab. II sind die Versuchsdaten dieser Serie zusammengestellt. Im folgenden werden die Ergebnisse etwas näher besprochen.

Der Einfluß der Beleuchtungszeit auf den vegetativen Zuwachs.

In der Gewächshausserie wurden die Pflanzen fünf verschiedenen Beleuchtungszeiten ausgesetzt, nämlich 6, 8, 10, 12 Stunden und dem ganzen Tag. Da sie außerdem bei drei Lichtintensitäten wuchsen, können in bezug auf die Einwirkung der Beleuchtungszeit drei Kombinationen gemacht werden, nämlich für die Intensitäten 70, 39 und 23 % (Fig. 1).

Betreffs der Wurzelgewichte sind die in dieser Weise erhaltenen Kurven voneinander deutlich getrennt, was auch von den Trockengewichten gilt, welche ganz ähnliche Kurven geben (Tab. I). Es ergibt sich bei der stärksten Lichtintensität, daß das Wurzelgewicht um so größer wird, je länger die Beleuchtungszeit gewesen ist. Die Kurve hat demnach annähernd die Form einer geraden Linie. Wird aber die Lichtintensität durch Abblendung mittels eines oder mehrerer Netze abgeschwächt, so werden die Kurven gipfelig. Im vorliegenden Versuch hat nämlich die 12-stündige Beleuchtung in beiden Schwachlichtserien den größten Wurzelertrag gegeben. Nun ist aber zu bemerken, daß die Unterschiede zwischen den Erträgen bei den zwei längsten Beleuchtungszeiten bei allen drei Lichtintensitäten so klein sind, daß sie innerhalb der Versuchsfehler fallen. Die bisherigen Versuche berechtigen also nur zu der Schlußfolgerung, daß die Wurzelentwicklung bei Steigerung der Tageslänge bis zu 12 Stunden immer mehr befördert wird. Wie die Wurzeln auf noch längere Tage reagieren, kann vorläufig nicht entschieden werden. Eigentlich ist es kaum merkwürdig, daß sich in diesen Versuchen die „Ganztagpflanzen“ von den „Zwölfstundenpflanzen“ nicht besonders unterscheiden, denn der Zuschuß an Belichtung, den sie bekommen, fällt ja in die frühen Morgen- und

späten Abendstunden, wenn die Lichtintensität sehr gering ist. Die Differenz der Lichtsummen dürfte folglich ziemlich unbedeutend sein. Möglicherweise wird es sich zeigen, daß optimales Wachstum der Wurzeln bei einer bestimmten Beleuchtungszeit stattfindet, was aber Versuche bei noch längeren Tagen und vielleicht auch künstlichem Licht erfordert. In der Tat finden wir in einigen Versuchen von Garner und Allard (1923, S. 889) eine Bestätigung für die Richtigkeit einer solchen Annahme. Diese Verfasser haben nämlich gefunden, daß die Knollen-

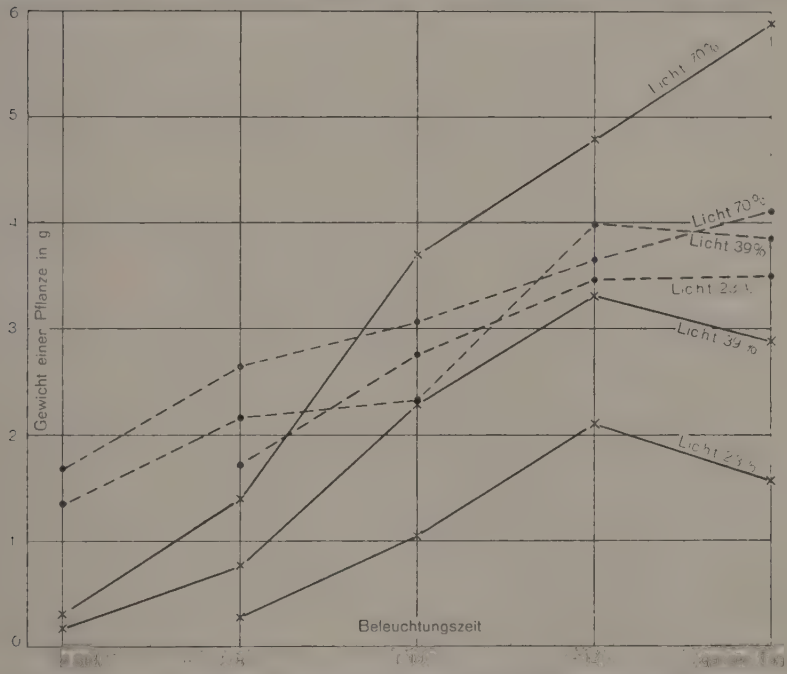


Fig. 1. Ser. I. Einfluß der Beleuchtungszeit auf den vegetativen Zuwachs. (×——× = Gewicht der Wurzel; •·····• = Gewicht der Blattmasse.)

bildung in hohem Grad von der Länge des Tages abhängig ist. Bei verschiedenen Pflanzen haben sie also eine bestimmte Beleuchtungszeit feststellen können, bei der die Entwicklung von unterirdischen Knollen am besten vor sich geht.

Der Einfluß der Tageslänge auf den Zuwachs der Blattmasse geht auch aus Fig. 1 hervor. Im großen und ganzen können wir sagen, daß die Gesetzmäßigkeit, die bei der Entwicklung der Wurzeln zum Vorschein kam, auch für die oberirdischen Teile gilt. Eine Verlängerung

des Tages über 12 Stunden hinaus ruft nämlich keine merkbare Förderung der Blattentwicklung hervor. Im Verhältnis zu den Wurzeln scheinen aber die oberirdischen Organe bedeutend unempfindlicher gegen die Variationen in der Beleuchtungszeit zu sein, d. h. die Blattkurven steigen nicht so steil wie die Wurzelkurven.

Die Bedeutung der Lichtintensität.

Schon aus Fig. 1 geht die Einwirkung der drei verwendeten Lichtintensitäten auf die Entwicklung hervor. Der Klarheit halber sind aber

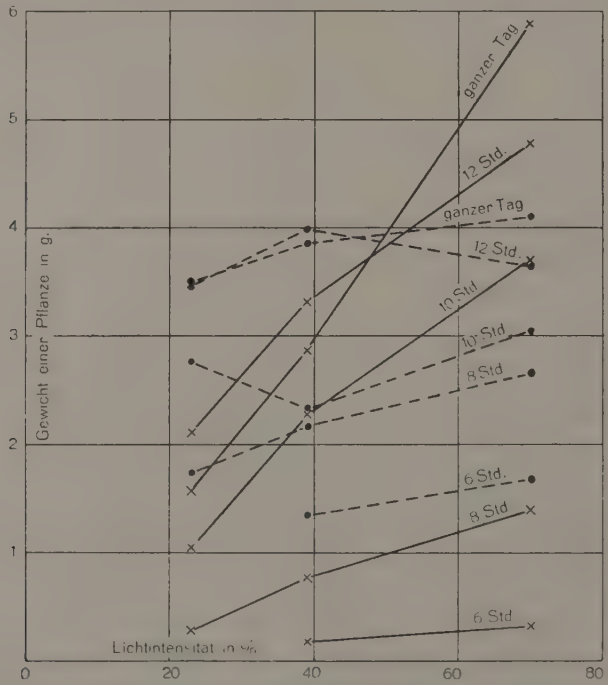


Fig. 2. Ser. I. Der Einfluß der Lichtintensität auf die vegetative Entwicklung. (Bezeichnungen wie in Fig. 1.)

die Resultate in dieser Hinsicht in Fig. 2 zweckmäßiger wiedergegeben, wodurch außerdem ein direkter Vergleich mit Serie II möglich wird. Untersuchen wir zuerst die Wurzelentwicklung, so finden wir einen deutlichen Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Wurzelgewicht. Bei allen Beleuchtungszeiten ruft nämlich die Erhöhung der Lichtintensität ein stärkeres Wurzelwachstum hervor. Diese Wachstumsförderung verläuft aber der Lichtförderung nicht

direkt proportional und ist auch nicht in den verschiedenen Serien gleich stark, sondern von der Beleuchtungszeit abhängig; bei den kürzesten Tageslängen ist die Förderung größer als bei den längeren. Das bedeutet, daß die beiden Produktionsfaktoren Lichtintensität und Beleuchtungsdauer nach dem Relativitätsgesetz zusammenwirken (vgl. Lundegårdh 1924, S. 78).

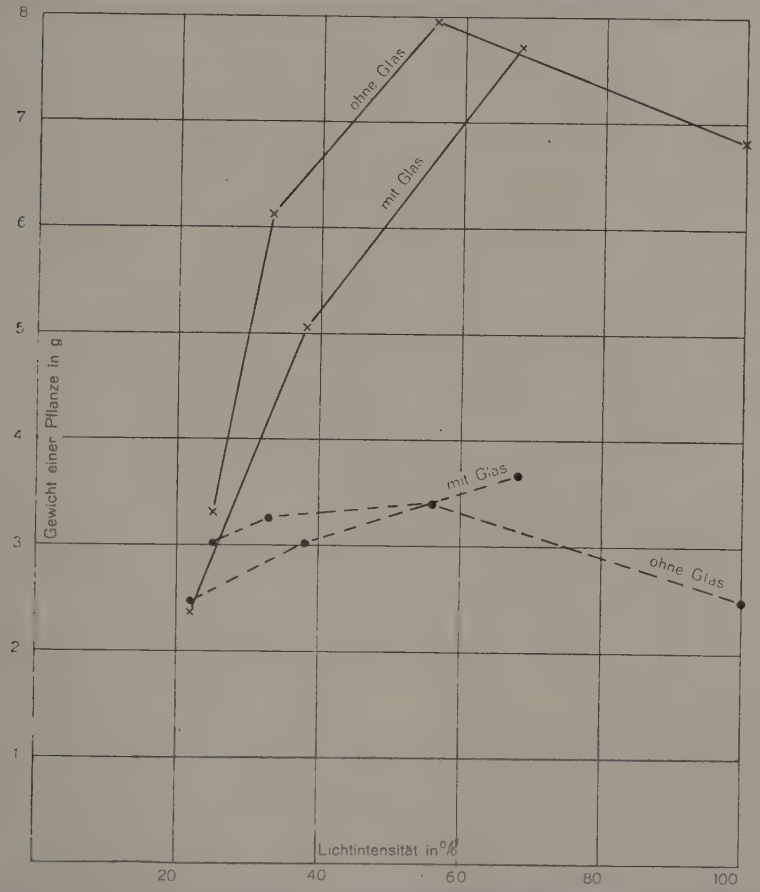


Fig. 3. Ser. II. Der Einfluß der Lichtintensität auf die vegetative Entwicklung. (Bezeichnungen wie in Fig. 1.)

Die Blätter verhalten sich etwas anders. Nur bei den kürzeren Tageslängen, 6 und 8 Stunden, bewirkt eine Intensitätssteigerung des Lichtes eine deutliche Erhöhung des Blattertrages. Im übrigen hat der Versuch kein einheitliches Resultat gegeben. Die Werte schwanken nämlich hin und her, und alle Ab-

weichungen fallen innerhalb der mittleren Fehler. Aber jedenfalls ist ersichtlich, daß die Veränderungen, die bei Tageslängen über 10 Stunden durch Schwankungen der Lichtintensität hervorgerufen werden, so unbedeutend sind, daß sie im Grunde genommen als Null angesehen werden können.

Der Einfluß der Lichtintensität auf die vegetative Entwicklung wird durch die Freiluftversuche (Serie II) näher beleuchtet. Die Resultate dieser Serie sind in Fig. 3 zusammengestellt. Wie oben erwähnt, zerfällt die Serie in zwei Abschnitte mit und ohne Glasfenster. Es war nämlich meine Absicht, festzustellen, welchen Effekt die partielle Absorption verschiedener Lichtstrahlen durch das Glas auf die Pflanzen ausüben könne. In dieser Hinsicht gestatten aber die Versuche keine sicheren Schlüsse. Es scheint, als ob das Glas die Erträge, namentlich die der Wurzeln, etwas herabgesetzt hätte. Auch die Wurzelgewichte der Gewächshausserie sind im Vergleich zu denjenigen der Freiluftserie geringer. Ob aber diese Erscheinung auf eine Wirkung des Glases oder vielleicht auf die unter dem Glas und vor allem im Gewächshaus herrschende etwas höhere Temperatur zurückzuführen ist, kann gegenwärtig nicht entschieden werden.

Im großen und ganzen werden die Ergebnisse der Gewächshausserie durch diese Freiluftserie bestätigt. Auch hier übt also die Veränderung der Lichtintensität einen großen Einfluß auf die Wurzelentwicklung aus, aber die Blätter bleiben davon ziemlich unberührt. In dieser Serie kommt aber auch ein Versuch mit 100% Licht vor. Dabei zeigte sich, daß diejenigen Pflanzen, die dieses Gesamtlicht genossen, von niedrigerem und gedrungenerem Wuchs als die übrigen waren. Sowohl der Wurzel- als auch der Blätterertrag waren geringer als bei den nächst höchsten Lichtintensitäten, d. h. bei Abblendung durch ein einfaches Stoffnetz oder durch Glasfenster. Die Lichtintensitätskurve ist demnach eine Optimumkurve. Das Optimum liegt aber so hoch, daß es bei Kulturen unter Glas wahrscheinlich nicht erreicht werden kann. Zur Zeit ist es natürlich unmöglich, zu entscheiden, ob diese Wachstumsherabsetzung in vollem Licht als eine reine Lichtreizerscheinung zu betrachten ist. Wahrscheinlich ist sie wohl auch mit erhöhten Transpirationsansprüchen verbunden (vgl. Maximow und Lebedincev 1923).

Die beiden eben geschilderten Versuchsserien haben ergeben, daß die Entwicklung der Knollenwurzeln von der Lichtintensität bedeutend mehr abhängig ist, als die der oberirdischen Teile. Das will mit anderen Worten sagen, daß die Blattmasse ziemlich leicht ihre end-

gültige morphologische Ausgestaltung erreicht und daß die assimilatorische Arbeit, die die Blätter dann leisten können, hauptsächlich den Speicherorganen, in diesem Fall den Wurzeln zugute kommt. In diesem Zusammenhang möchte ich auf einige Ergebnisse von Garner und Allard (1920, S. 587, Tab. IX) hinweisen. In den betreffenden Versuchen haben nämlich diese Verfasser den Einfluß verschiedener Bodenfeuchtigkeit auf die Entwicklung und das Wachstum von Sojabohnen bei vier Lichtintensitäten geprüft. Stellt man die erhaltenen Resultate derart zusammen, daß man die Erträge bei den verschiedenen Lichtstärken innerhalb jeder Feuchtigkeitsklasse vergleichen kann, so ergibt sich, daß die Entwicklung der oberirdischen Teile von der Lichtintensität ziemlich unabhängig ist, aber stark abhängig von den Schwankungen der Bodenfeuchtigkeit. Ähnliche Resultate haben auch Maximow und Lebedincev (1923, S. 295) erhalten. Ich glaube darin eine Bestätigung meiner Befunde sehen zu dürfen, nämlich, daß die Gesamtmenge der oberirdischen Organe von der Lichtintensität nur wenig beeinflußt wird.

Das Licht und die Korrelation Wurzel: Blattmasse.

Daß das Verhältnis zwischen Wurzel und Blättern unter den verschiedenen Lichtverhältnissen verschieden ausfällt, geht schon aus der bisherigen Darstellung hervor. Durch ein paar spezielle graphische Figuren dürfte aber diese formative Wirkung des Lichtes klarer zu ersehen sein.

Ich habe das Wurzelgewicht in Prozenten des Gesamtgewichtes der Pflanze umgerechnet (s. die Tabellen). Die so erhaltenen Ziffern können als Ausdruck für die Korrelation Wurzel: Blattmasse angesehen werden. Fig. 4 illustriert die Einwirkung der Lichtintensität auf diese Korrelation. Es erhellt daraus, daß die Wurzelentwicklung im Verhältnis zum Gesamtgewicht durch steigende Lichtintensität immer mehr begünstigt wird. Daß es sich so verhalten muß, ist ohne weiteres verständlich, da wir ja im vorigen gesehen haben, daß die Wurzeln für Intensitätsveränderungen viel empfindlicher sind als die Blätter. Wie oben hervorgehoben wurde, gelten aber diese Zahlen nur für den betreffenden Abschnitt in dem Lebenslauf der Pflanzen. Die Korrelation muß Veränderungen unterworfen sein, aber es ist doch möglich, daß sie mit der Zeit einen für jede Lichtintensität charakteristischen Endwert erreichen wird.

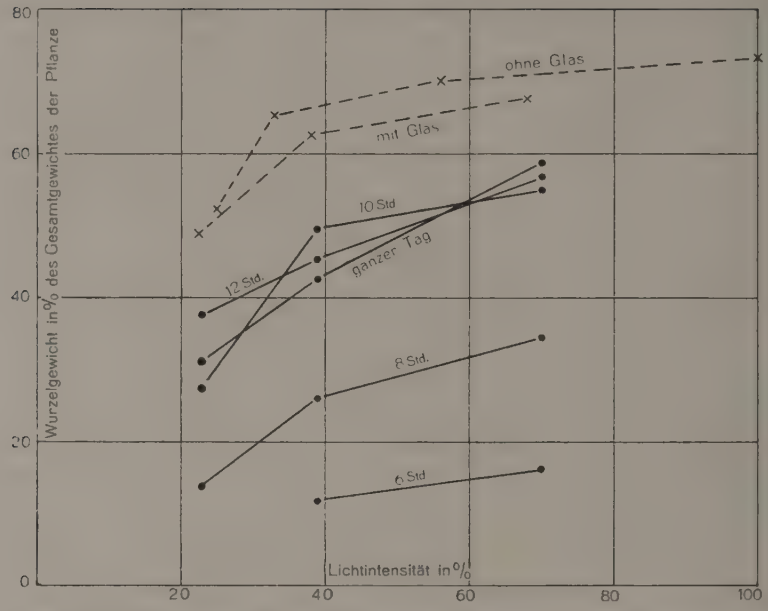


Fig. 4. Die Korrelation Wurzel : Blattmasse bei verschiedener Lichtintensität. (•———• = Ser. I; ×·····× = Ser. II.)

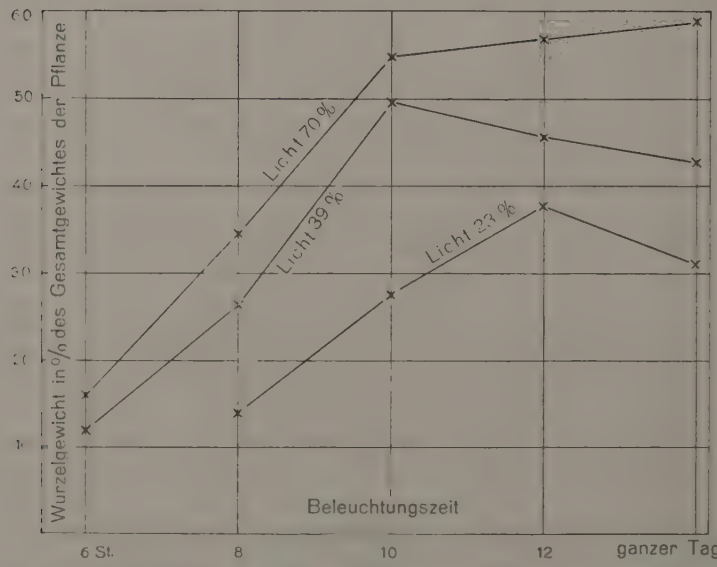


Fig. 5. Ser. I. Die Korrelation Wurzel : Blattmasse bei verschiedener Tageslänge.

Der Einfluß der Tageslänge auf den korrelativen Zuwachs geht aus Fig. 5 hervor. Von den dort dargestellten Kurven zeigen diejenigen für die Lichtintensitäten 70 und 39 % einen scharfen Knick bei Zehnstundenbeleuchtung und die 23 %-Kurve einen ähnlichen bei 12 Stunden. Eine Verlängerung des Tages über 10 bzw. 12 Stunden hat somit in diesem Fall keine Erhöhung des Korrelationswertes mit sich gebracht. Ob nicht vielleicht sogar ein Sinken eintritt, und der Wert also bei einer bestimmten Länge des Tages ein Optimum erreicht, kann nicht entschieden werden.

Einwirkung des Lichtes auf den Bau der Laubblätter.

Obwohl, wie oben gesagt wurde, die Lichtverhältnisse auf die Ausbildung der Menge oberirdischer Organe ziemlich wenig einwirken,

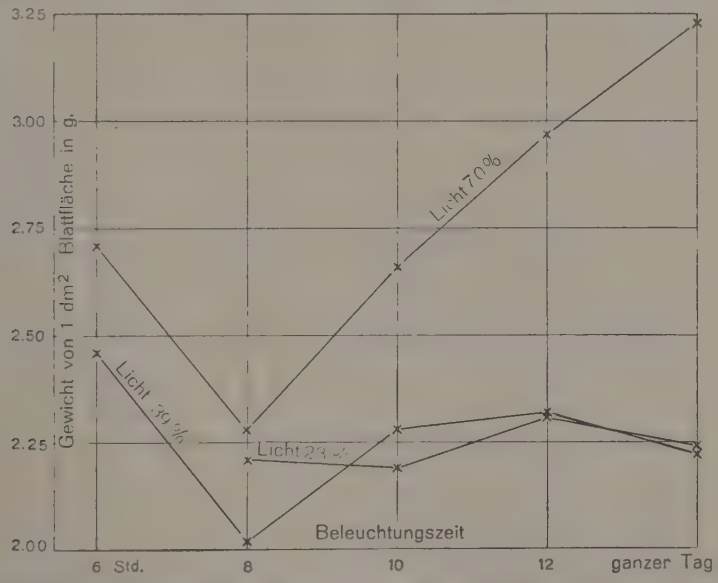


Fig. 6. Ser. I. Einfluß der Beleuchtungszeit auf die Dicke der Laubblätter.

so ist damit nicht gesagt, daß sie keine Veränderungen hervorrufen. Vielmehr wirken verschiedene Lichtintensitäten und Beleuchtungszeiten in mehrerer Hinsicht auf die Laubblätter formverändernd ein, z. B. in bezug auf die Größe der Blattspreiten, Länge der Blattstiele, Blattdicke usw.

Von solchen Veränderungen habe ich bisher nur die der Blattdicke näher studiert, und zwar durch Feststellung des Gewichtes von

1 dm² Blattfläche. Ein solches Verfahren gibt nämlich eine gewisse Auskunft über die Dicke (vgl. Johansson 1926, S. 161). Die Resultate können aus den beigefügten Figuren ersehen werden. Fig. 6 illustriert den Wechsel des Gewichtes von 1 dm² Blattfläche bei verschiedenen Längen des Tages. Es ergibt sich bei den beiden stärksten Intensitäten, daß das Gewicht bei 8 Stunden ein Minimum erreicht. Das relativ große Gewicht der Blätter bei 6 Stunden findet seine Erklärung darin, daß bei diesen Pflanzen nur die ersten Laubblätter ordentlich entwickelt

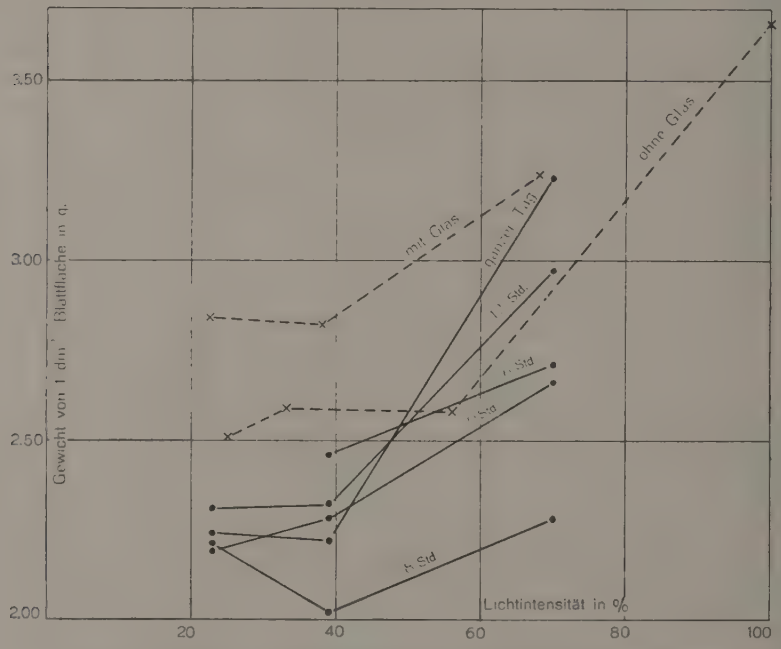


Fig. 7. Einfluß der Lichtintensität auf die Dicke der Laubblätter. (•———• = Ser. I; ×·····× = Ser. II.)

werden, und diese sind im allgemeinen etwas dicker als die darauffolgenden. Die Messungen sind also in diesem Falle an solchen Blättern ausgeführt. Bei fortwährender Steigerung der Beleuchtungszeit verändert sich das Gewicht bei den niedrigen Lichtstärken sehr unbedeutend, während es beim ungeschwächten Licht immerfort steigt. Bei Abblendung der direkten Lichtstrahlen wird also die Zunahme der Dicke bei den Laubblättern gehemmt.

In Fig. 7 sind dieselben Werte von den beiden Versuchsserien in bezug auf die Lichtintensität eingezeichnet. Hier stellt es sich

heraus, daß die Blattdicke bei abgeblendetem Licht in allen Serien annähernd konstant bleibt. Eine Veränderung der Stärke des diffusen Lichtes ruft also keine Veränderung in der Blattdicke hervor. Die Gewichte steigen aber bedeutend, wenn die Blätter den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt werden, auch wenn die Strahlen dabei das Glas zu passieren haben. Die Annahme liegt deshalb nahe, daß das Dickerwerden der Blätter der Wirkung der direkten Sonnenstrahlen zuzuschreiben ist. Ökologisch dürfte es von Interesse sein, diese Erscheinungen näher zu untersuchen, besonders mit Rücksicht auf die Ausbildung der „Sonnen-" und „Schattenblätter".

Zitierte Literatur.

Adams, J., The effect of certain plants of altering the daily period of light. Ann. of Bot. 1923. **37**.

— Duration of light and growth. Ebenda 1924. **38**.

Garner, W. W. and Allard, H. A., Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. Agr. Res. 1920. **18**.

— — Futher studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. Ebenda 1923. **23**.

Johansson, N., Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Svensk Bot. Tidskr. 1926. **20**.

Lundegårdh, H., Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924.

Maximow, N. A und Lebedincev, E., Über den Einfluß von Beleuchtungsverhältnissen auf die Entwicklung des Wurzelsystems. Ber. d. d. bot. Ges. 1923. **41**.

Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus.

[Aus der ökologischen Station der Hallands Väderö in Schweden.]

Von **M. G. Stålfelt**
(Stockholm).

Mit 14 Abbildungen im Text.

1. Einleitendes und Methodisches.

In einer früheren Untersuchung über den Spaltöffnungsmechanismus der verschiedenen Nadeljahrgänge von Picea excelsa habe ich einige Versuche gemacht, um auf mikroskopischem Wege die Spaltweite bei intakten Objekten feststellen zu können. Dadurch suchte ich den störenden Eingriffen in Blatt- und Spaltstellung, die das Anfertigen von Flächenschnitten immer mit sich brachte, zu entgehen. Für ein Studium des Spaltöffnungsmechanismus und vor allem seiner photischen Reizprozesse, die mich schon lange interessierten, lag mir viel daran, eine Methode auszuprobieren, die Spaltöffnungsmessungen gestattete, ohne gleichzeitig den Mechanismus und die normalen Vorgänge zu stören. Das Thema wurde schon früher von Linsbauer 1916 und Nicolić 1925 in Angriff genommen.

Durch einige orientierende Vorversuche mit einer größeren Anzahl wilder und kultivierter Pflanzen fand ich zwei, die sich für diese Messungen eigneten. Die eine war Vicia Faba. Wird ein Blatt in Paraffinöl zwischen Objekt- und Deckglas auf dem Objekttisch eingeschlossen, so kann man im nächsten Augenblicke mittels Okularmikrometers die Spaltweite und die Breite der Schließzellen messen. Höhere Vergrößerungen wie Zeiss Objektiv 7 und Okular 6 können für diese Messungen gut verwendet werden. Die Grenzen der Schließzellen treten scharf hervor, am besten wenn die Oberseite der Blätter gewählt wird. Die Blattstruktur und die Epidermiseinfassung der Schließzellen bei Vicia Faba sind für das Mikroskopieren sehr günstig. Außerdem ist es für diese Messungen von großer Bedeutung, daß die Schließzellen hier viel größer sind als im allgemeinen bei anderen Pflanzen.

Eine andere für Messungen dieser Art brauchbare Pflanze ist Oxalis acetosa. Die Spaltöffnungszellen sind aber hier von geringerer Größe und ermöglichen deshalb nicht dieselbe Genauigkeit wie bei Vicia Faba.

Bei meiner Absicht, die photischen Prozesse des Spaltöffnungsmechanismus zu studieren, war es auch notwendig, daß das Material einen gewissen Grad von Homogenität besaß. Hierbei zeigte es sich leider, daß die Variationen große Hindernisse in den Weg stellten. Die verschiedenen Blätter einer Pflanze zeigten oft große Abweichungen betreffs Spaltweite und Turgor der Schließzellen. Jede einzelne meiner geplanten Versuchsserien mußte etwa zehn Spaltöffnungsmessungen mit Zeitintervallen von drei oder mehr Minuten umfassen. Hierbei für jede Messung ein neues Blatt zu nehmen, war wegen der Variationen nicht angängig. Andererseits konnte ein intaktes Blatt nur für eine einzige Messung gebraucht werden; denn teils wurde ein größeres Stück des Blattes beim Mikroskopieren mit Paraffinöl belegt, was die Transpiration verhinderte, teils wurde dasselbe Blattstück dem starken Mikroskoplicht ausgesetzt. Der normale Verlauf der Spaltöffnungsbewegungen mußte natürlich durch diese störenden Eingriffe beeinflußt werden. Es war also nicht daran zu denken, nach einigen Minuten neue Messungen an demselben Blatte zu unternehmen.

Als anderer Weg könnte dieser eingeschlagen werden: Man könnte z. B. für eine ganze Versuchsserie ein einziges Blatt auswählen und bei jeder Probenahme ein kleineres Stück der Blattspreite ausschneiden. Hierbei würden also keine Flächenschnitte, sondern ganze Blattstücke in Frage kommen. Durch diese Methode wäre noch ein Vorteil zu gewinnen. Man könnte dadurch den individuellen Variationen der Blätter entgehen. Andererseits zeigt auch eine Blattspreite in ihren verschiedenen Gebieten Ungleichheiten in der Spaltöffnungsstellung, von denen in diesen Messungen nicht abgesehen werden konnte. Es ist aber in dieser Hinsicht hauptsächlich die Mittelpartie der Spreite, die von den übrigen abweicht. In den Randgebieten der Blattspreite von Faba zeigen die Spaltöffnungsbewegungen einen im großen und ganzen synchronen Verlauf. Die Brauchbarkeit der Methode hängt natürlich davon ab, inwieweit der stomatäre Mechanismus von diesen Manipulationen unbeeinflußt bleibt. Dies zu entscheiden, war aber eine einfache Sache. Dazu bedurfte es nur eines Vergleiches zwischen der Öffnungsstellung vor und nach dem Ausschneiden der Spreitenpartie. Zu diesem Zweck wurde eine Anzahl Versuchsserien vorgenommen.

Tabelle 1 gibt einen Überblick über eine Serie von Messungen und der Berechnung der Werte an einer intakten Pflanze. Eine Topfpflanze von Vicia Faba wurde aus dem Gewächshaus herausgenommen und neben dem Mikroskope so aufgestellt, daß ein Blatt auf den Objekttisch

Tabelle 1. Intaktes Blatt an der Pflanze. Objektiv 7, Okular 6 Zeiss. Das unter dem Deckgläschen liegende Spreitestück in Paraffinöl eingebettet.

Uhr	Breite in Mikrometerstrichen von																					
	Spaltapparat										Mittel	Spalte										Mittel
	Einzelne Werte											Einzelne Werte										
12^{10}	28	26	29	21	26	27	26	27	26	25	26,1	7	6	9	4	6	7	6	7	6	5	6,3
12^{15}	25	25	26	29	26	27	24	29	27	24	26,2	4	5	7	8	7	8	5	8	6	4	6,2
12^{20}	24	26	27	26	28	27	27	25	24	27	26,1	5	6	8	7	8	8	7	5	4	7	6,5
12^{25}	25	25	26	26	25	26	28	27	26	26	26,0	5	5	6	6	6	6	7	7	6	6	6,0
12^{31}	26	27	28	27	26	25	24	26	26	27	26,2	5	7	8	7	6	5	5	5	6	7	6,2
12^{39}	27	27	26	25	26	26	25	26	27	25	26,0	7	7	7	5	6	6	5	6	7	5	6,1
12^{49}	27	26	26	26	25	26	27	26	25	25	25,9	5	7	7	7	7	6	6	6	5	5	6,1

zu liegen kam. Ein Stück der Spreite wurde in Paraffinöl unter einem Deckgläschen eingeschlossen und die Spaltöffnungen mit Okularmikrometer sofort gemessen. Während 2—3 Minuten wurden 10 Messungen von Spaltweite und Breite der Schließzellen durchgeführt. Dieselbe Meßprozedur wurde etwa jede 5. Minute an demselben Spreitestück wiederholt. Tabelle 1 zeigt

1. daß die Meßfehler sehr klein sind. Da die Versuchsserien im folgenden zeigen, daß die Tageswerte der Spaltweite innerhalb Größenklassen von etwa 0,1 — 10,0 Mikrometerteilstrichen liegen und hinsichtlich der Breite des ganzen Spaltöffnungsapparates Werte von 18,0—30,0 vorkommen, so dürfte man die Messungsfehler im allgemeinen auf 2—5 % schätzen können.

2. daß die Spaltstellung in der mit Paraffinöl überzogenen Partie sich während mindestens einer halben Stunde konstant hält. Dies beweist natürlich nicht, daß der Mechanismus während dieser Zeit unbeeinflußt war. Da die Spaltöffnungsstellung immer in Beziehung zur Transpiration steht und die Transpiration des Spreitestückes durch das Paraffinöl verhindert wurde, so ist es nicht undenkbar, daß die Beständigkeit der Spaltöffnungsstellung gerade in diesem Transpirationshindernis ihre Ursache hat. Ich war auch mehrmals in der Lage zu beobachten, daß Blätter, die

ganz in Paraffinöl eingeschlossen waren, dieselbe Spaltstellung zwei Stunden oder noch länger zeigten.

Es galt aber zu untersuchen, ob die Werte auch beständig blieben, wenn die Blattspreite durchgeschnitten wurde. Tabelle 2 zeigt eine derartige Versuchsserie. Die erste Messung bezieht sich auf das intakte Blatt an der Pflanze. Nur das Spreitenstück, das unter

Tabelle 2. Blätter an der Pflanze. Aus der Blattspreite wurden rechteckige Stückchen als Proben ausgeschnitten.

Uhr		Breite in Mikroteilstrichen Mittel von 10 Messungen	
		Spaltapparat	Spalten
	Erstes Beispiel:		
11^{24}	Intaktes Blatt an der Pflanze	31,7	11,1
11^{26}	Die erste Probe ausgeschnitten		
11^{37}	Messungen an dieser Probe	31,7	11,2
11^{30}	Zweite Probe	32,1	11,0
11^{34}	Dritte „	29,5	9,1
11^{40}	Vierte „	25,7	5,4
11^{47}	Fünfte „	23,5	2,3
	Zweites Beispiel:		
3^{39}	Intaktes Blatt an der Pflanze	26,8	6,6
3^{41}	Die erste Probe ausgeschnitten	28,6	7,6
3^{43}	Neue Probe	27,8	6,8
3^{45}	„ „	27,7	7,0
3^{50}	„ „	27,0	5,8
3^{53}	„ „	25,5	5,4

dem Objektiv lag, war mit Paraffinöl bedeckt. Nach dieser Messung wurde sofort ein kleines Rechteck aus der Spreite ausgeschnitten, in Paraffinöl gelegt und die Spaltstellung bestimmt. Derartige Proben wurden mit Intervallen von einigen Minuten wiederholt. Tabelle 2 zeigt, daß das Durchschneiden der Blattspreite um $11^{h}26$ keine momentane Veränderung der Spaltstellung verursacht. Erst nach 4—8 Minuten tritt eine Verschiebung ein. Die Probe um $11^{h}34$ zeigt eine Reduktion sowohl betreffs der Spaltweite als auch der Breite des ganzen Schließzellenapparates. Diese Schließbewegung schreitet dann ziemlich schnell fort, so daß die Spalten schon nach 20 Minuten nahezu ganz geschlossen sind. Im anderen in Tabelle 2 gewählten Beispiel zeigt die um $3^{h}41$ genommene Blattprobe anfangs eine schnelle Erhöhung des Spaltöffnungswertes. Dann treten auch hier Schließbewegungen

ein. Eine Erweiterung der Spalten beim Durchschneiden der Blattspreite ist keine Ausnahme, sondern konnte oft beobachtet werden.

Da Verschiebungen in der Spaltstellung bei Probenahme in obiger Weise eintreten, ist die Methode für die geplanten Untersuchungen nicht ohne weiteres brauchbar.

Es wäre denkbar, daß dieser Zusammenhang zwischen Wundeingriff und Schließzellenbewegung darin seine Ursache hätte, daß der Wundeingriff unter anderem eine Störung der Saugkraftspannungen und Turgorspannungen in den verschiedenen Gebieten der Blattspreite mit sich brachte. Wenn das zutrifft, könnte vielleicht dieselbe Wirkung einfach durch das Abschneiden des Blattstiels erreicht werden. Wie Tabelle 3 zeigt, tritt tatsächlich eine Reduktion der Spaltweite in diesem Falle ein. Sobald eine Messung am intakten Blatt um 11^{h53} gemacht war, wurde der Blattstiel abgeschnitten und die Messungen wiederholt.

Tabelle 3. Durch das Abschneiden des Blattstieles werden Schließbewegungen ausgelöst.

Uhr		Breite in Mikroteilstrichen Mittel von 10 Messungen	
		Spaltapparat	Spalte
11^{53}	Intaktes Blatt an der Pflanze	30,3	9,9
11^{56}	Blattstiel abgeschnitten		
11^{56}		26,5	5,9
12^{01}		22,7	1,9

Sind die Schließbewegungen der Spaltöffnungen in den beiden Fällen von derselben Art, so scheint es nicht unmöglich zu sein, ihr Auftreten zu neutralisieren, wenn man die Blätter einige Stunden vor dem Anfang des Versuches abschneidet und in einer feuchten, dunklen Kammer aufbewahrt. Die Störungen, die ein Einschnitt in der Blattspreite auslöst, können sich vielleicht schon nach dem Abschneiden des Blattstiels abspielen. Diese Behandlungsmethode bezweckt also, etwaige Spannungsverschiedenheiten vor dem Versuch auszugleichen.

Die folgenden, in Tabelle 4 dargelegten Versuchsserien wurden daher in folgender Art durchgeführt: Blätter von Faba, die am Vorabend abgeschnitten und in einer dunklen, feuchten Kammer aufbewahrt waren, wurden um 10 Uhr im Gewächshaus in Petrischalen diffusem Licht exponiert. Der Boden der Petrischalen war mit Fließpapier bekleidet. Die Spalten waren bei der Exponierung geschlossen. Nach

50 Minuten, als die Spalten eine Öffnungsweite von 5,3 Mikrometerteilstriche hatten, fingen die Messungen an. Ein rechteckiges Stück wurde um 10^{h52} aus der Spreite ausgeschnitten und gemessen usw. Nach einer Zeit von 17 Minuten waren die Spaltweiten immer noch von unveränderter Größe und die Schließbewegungen, die dann einsetzten, erfolgten im Vergleich zu den entsprechenden Bewegungen in den früheren Serien auffallend langsam. Das andere Beispiel in Tabelle 4 zeigt, daß die Öffnungsstellung von 12^{h18} bis 12^{h41}, also 23 Minuten, unverändert bleibt.

Tabelle 4. Abgeschnittene Blätter einige Stunden in Dunkel gehalten.

Uhr		Breite in Mikroteilstrichen Mittel von 10 Messungen	
		Spaltapparat	Spalte
	Erstes Beispiel:		
10^{49}	Blattspreite intakt	25,0	5,3
10^{62}	Die erste Probe ausgeschnitten	25,2	5,2
10^{56}	Neue Probe	25,3	5,3
10^{59}		25,1	5,3
11^{04}		25,5	5,6
11^{09}		25,7	5,7
11^{15}		24,3	4,5
11^{20}		23,4	3,4
11^{25}		24,2	4,2
11^{35}		23,5	3,4
	Zweites Beispiel:		
12^{15}	Blattspreite intakt	26,7	6,6
12^{18}	Die erste Probe ausgeschnitten		
12^{28}		26,4	6,6
12^{31}		25,8	6,1
12^{41}		26,2	6,2
12^{55}		25,5	5,3

Durch diese Art Vorbehandlung des Materials werden also die Folgen der Wundeingriffe verzögert oder ganz aufgehoben. Welche von diesen beiden Alternativen hier eintritt, kann leider nicht entschieden werden. Die Verkleinerung der Spaltweite, die nach den Werten in Tabelle 4 langsam eintritt, kann auch zu den normalen Verschiebungen der Spalten gehören. Wie später gezeigt wird, haben die Öffnungsbewegungen einen periodischen Verlauf, und eintretende Gleichgewichte sind daher von nur kurzer Dauer. Man darf daher nicht erwarten, daß die Schließzellen während einer längeren Zeit in unveränderter

Lage bleiben, wenn nicht das ganze Objekt in Paraffinöl liegt oder die Transpiration anderswie aufgehoben ist.

Von den untersuchten Methoden eignet sich demnach die letzte am besten, wenn es gilt, die Spaltöffnungsbewegungen während einer kürzeren Periode zu registrieren. Die folgenden Versuche sind deshalb nach dieser Methode durchgeführt.

Über die Methode sei noch folgendes erwähnt.

Als Versuchsobjekte wurden nur Blätter mit möglichst ebener Fläche ausgewählt und von diesen nur solche mit vollkommen geschlossenen Spalten. Die Objekte wurden dem freien Himmelslicht exponiert, aber nur an klaren, wolkenfreien Tagen. Die Lichtqualität ist daher in sämtlichen Serien im großen ganzen die gleiche. Die Lichtstärke wurde durch Schirme abgeblendet und durch ein „Imperial Exposuremeter" gemessen (vgl. Stålfelt 1926). Sie ist in Prozenten der maximalen Bestrahlung bei klarem Himmel an einem Julitag um 12 Uhr mittags ausgedrückt.

Die Werte sind nach der in Tabelle 1 angegebenen Methode gemessen und berechnet und werden im folgenden graphisch wie Fig. 1 dargestellt.

2. Der periodische Verlauf der Bewegungen.

Fig. 1 zeigt fünf Versuchsserien mit gleichaltrigen Blättern in derselben Lichtstärke exponiert. Der erste Wert einer Kurve gibt die Ausgangsstellung der Spalten, d. h. die Dunkelstellung an. Diese Kurven zeigen folgendes.

1. Die Schließzellen reagieren unmittelbar beim Exponieren, was sich in einer Breitenzunahme äußert. In Serie e z. B. wurde die zweite Probe 2 Minuten nach dem Versuchsbeginn genommen, und während dieser Zeit ist eine Steigerung von 19,5—21 in der Schließzellenbreite eingetreten. Es dauert dagegen einige Minuten, bis die Schließzellen sich voneinander trennen, so daß eine Spalte entsteht. Nur in Serie d tritt dieser Prozeß schon am Anfang ein.

2. Die Öffnungsbewegungen — die Breitenzunahme sowohl der Spalte als der Schließzellen — haben periodischen Verlauf. Die große Öffnungsperiode setzt sich aus einer Serie kleinerer Perioden zusammen. Diese Perioden zeigen jedoch große Variationen sowohl in Schwingungsamplitude als Zeitintervallen (vgl. auch Nicolić 1925). Den rhythmischen Verlauf haben die Öffnungsreaktionen gemeinsam mit vielen anderen Reizprozessen, z. B. den phototropischen und geotro-

pischen Bewegungen (Lundegårdh 1918, 1922; Zollikofer 1922; Brauner 1925; Burckhardt 1926).

3. Wenn die Spalte entstanden ist, verschiebt sich ihre Breite parallel mit den Breitenveränderungen der Schließzellen.

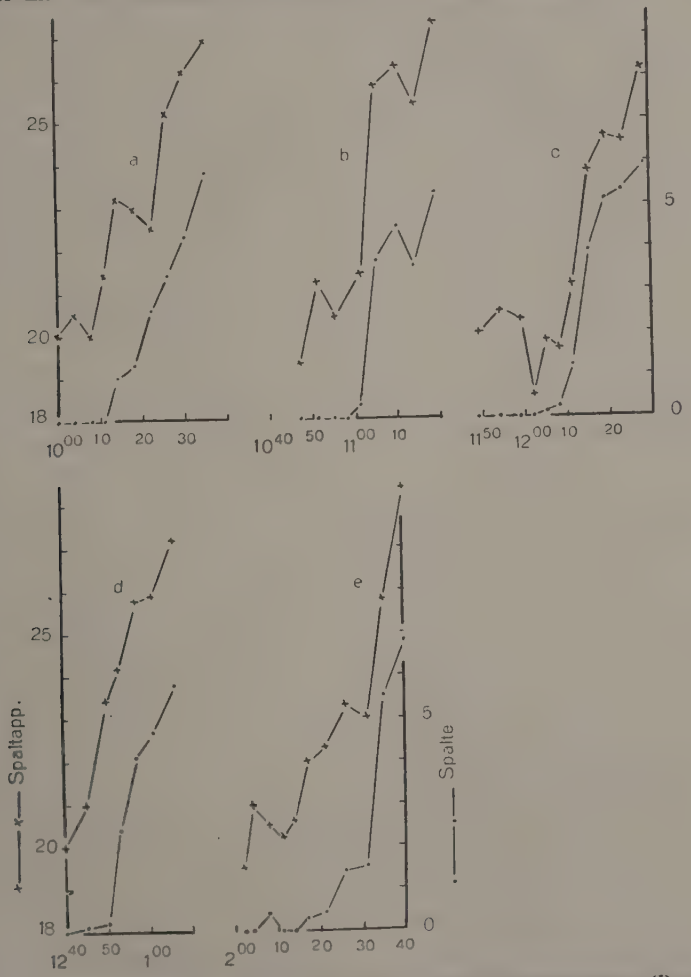


Fig. 1. Breitenzunahme der Spalte und des ganzen Spaltapparates (Breite der Schließzellen + Breite der Spalte) in Mikrometerteilstriche auf der Ordinate angegeben.

a, *b*, *c*, *d*, *e* = Verschiedene gleichalterige Blätter. Lichtstärke 50%.

Von den Serien in Fig. 1 zeigt c den typischsten Verlauf der Öffnungsbewegungen. Ich muß hierauf hinweisen, weil das umfang-

reiche Versuchsmaterial nicht als Primärmaterial wie in Fig. 1 dargelegt werden kann. Die Öffnungsbewegungen fangen mit einer Breitenzunahme der Schließzellen an, der bald eine Regression folgt. Sobald diese Verengung das Minimum erreicht hat, folgt wieder eine Erweiterung, wobei die Schließzellen in der Regel sich voneinander trennen und die Spalte entsteht. Einen ähnlichen, aber in jener Hinsicht nicht so ausgeprägten Verlauf zeigen die Serien a, b und e. Ist wie in Serie e die Spalte schon während der ersten Erweiterungsperiode der Schließzellen entstanden, so wird sie beim Eintreten des Minimums wieder reduziert oder ganz geschlossen.

Aus den obigen Resultaten und den Kurven in Fig. 1 ergibt sich folgende Vorstellung über den Verlauf der Öffnungsbewegungen. Nach dem Exponieren der Blätter fangen die Schließzellen sofort an, Wasser einzusaugen, die Wände werden gespannt und die Zelle ist bestrebt, sich zu krümmen. Dies wird erst möglich, wenn der Turgor der Schließzellen groß genug ist, um den Widerstand der Nebenzellen und übrigen Epidermiszellen zu überwinden. Sobald die Konvexseite der Schließzellen diesem Widerstand begegnet, wird die Breitenzunahme vorläufig verhindert. Der Turgor steigt allmählich und ist bald groß genug, um die Wände der Nebenzellen zu verdrängen. Es genügt hierbei nicht, daß der Turgor den Druckwert der Nebenzellen erreicht. Erst wenn der Druck der Schließzellen einen gewissen Mehrbetrag erreicht hat, setzt die Bewegung ein. Sie kann dann in einer Zeit von viel geringeren Drucken weitergetrieben werden, d. h. die Bewegung muß sich unter vermindertem Drucke fortsetzen. Zuletzt wird der Drucküberschuß so klein, daß die Bewegung von einem neuen lokalen Widerstand zum Stillstand gebracht wird. Derartige lokale Widerstände, d. h. mechanische Unregelmäßigkeiten müssen natürlich zum Vorschein kommen. Man darf nämlich nicht voraussetzen, daß der Zellverband, in welchem die Schließzellen liegen, von einer in mechanischer Hinsicht so homogenen Struktur sei, daß die Erweiterung der Schließzellen ganz gleichförmig erfolgen könnte. Schon der anatomische Bau der Schließzellen selbst ist so, daß verschiedene Punkte der Wände einen verschiedenen Widerstand leisten müssen: das eine Wandgebiet ist dicker und fester gebaut als das andere, die Seiten werden leichter als die Endpartien deformiert usw. Ähnliche Schwankungen müssen sich auch beim Widerstand der Nebenzellen herausstellen. In diesem System von heterogenem Widerstand ist jeder einzelne

Faktor eine Sperre, die eine Erweiterungsbewegung der Schließzellen während einer längeren oder kürzeren Zeit verhindern kann. Erst wenn in jedem einzelnen Falle der Turgor eine entsprechende Höhe erreicht hat, setzt ein Erweiterungsstoß ein.

Aber nicht nur diese stoßweise einsetzenden Öffnungsbewegungen sind für die Öffnungsphase der Schließzellen bezeichnend, sondern jedem größeren Erweiterungsstoß folgt eine kurzdauernde Regression. Für das Zustandekommen dieser Regression muß noch eine Kraft mitwirken.

Wenn es auch sehr gewagt ist, etwas über die Natur dieser Kraft zu äußern, möchte ich doch hervorheben, daß einige Gründe dafür zu sprechen scheinen, daß eine Lösung dieser Frage vielleicht in dem funktionellen Antagonismus zu suchen sei, der nach Strugger und

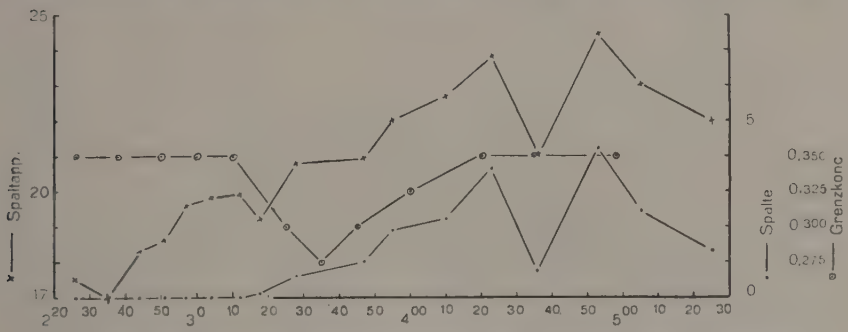


Fig. 2. Vergleich zwischen Grenzkonzentration der Schließzellen und Breitenzunahme der Spalte und des Spaltapparates (vgl. Fig. 1). Lichtstärke 7,5 %.

Weber (1925, 1926) zwischen den Schließzellen einerseits und den Nebenzellen und Epidermiszellen andererseits besteht. Nach diesen Forschern müssen Nebenzellen und Epidermiszellen in der Schließzellenbewegung eine aktive Rolle spielen, weil während der Öffnungsphase Stärke in diesen Zellen auftritt, was eine Reduktion des osmotischen Wertes bedingen muß. Dabei erfolgt der Umsatz in den Nebenzellen schneller als in den Epidermiszellen. Die Bewegungen eines Schließzellenpaares werden dann von Stoffumsetzungen in drei verschiedenen Zellarten verursacht. Da diese drei Prozesse natürlich nicht denselben Rhythmus einhalten können, am allerwenigsten, wenn Veränderungen im Volumen der Zellen gleichzeitig eintreten, so muß auch aus diesem Grunde die Öffnungsphase mit wechselnder Schnelligkeit verlaufen. Es ist somit denkbar, daß diese miteinander interferierenden Reaktionen dann und wann in derartige Kombinationen kommen, daß

die Nebenzellen Wasser aus den Epidermiszellen schneller einsaugen, als sie dasselbe an die Schließzellen wieder abgeben. Die Folge da-

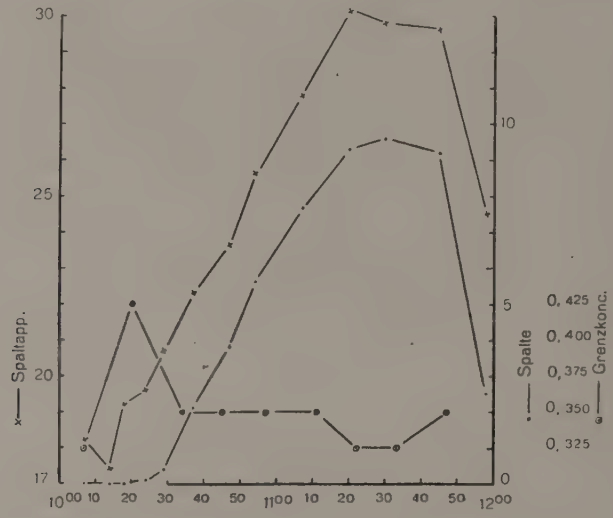


Fig. 3. Vergleich wie in Fig. 2. Lichtstärke 16 %.

von ist, daß die Schließzellen vorläufig zusammengedrückt werden. In diesen unregelmäßigen und stoßweise verlaufenden Volumenveränderungen liegt wahrscheinlich auch die Ursache der weitgehenden Ver-

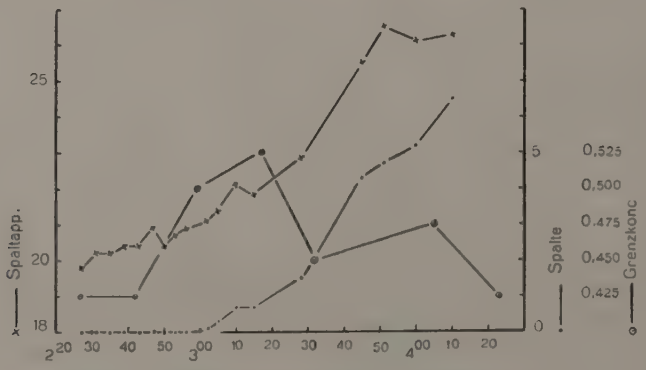


Fig. 4. Vergleich wie in Fig. 2. Lichtstärke 23 %.

schiebungen, die in der Grenzkonzentration der Schließzellen eintreten. Versuchsserien dieser Art, die in Fig. 2—5 abgebildet sind, wurden in folgender Weise vorgenommen.

An einem Versuchsblatt, das bei einer gewählten Lichtstärke exponiert war, wurden die stomatären Öffnungsbewegungen nach der beschriebenen Methode registriert. Bei jeder Probenahme wurde auch die Grenzkonzentration bestimmt. Aus einem etwa 0,5 qcm großen Blattstückchen wurden Flächenschnitte von der Oberseite genommen und in eine Reihe von Rohrzuckerlösungen gelegt, die eine Abstufung von 0,025 n hatten. Die Lösungen standen während der Plasmolysezeit in derselben Beleuchtung wie das Versuchsblatt. Nach 40 Minuten wurde die Grenzkonzentration bestimmt. Ich wählte dabei als Grenze das Stadium, bei dem mindestens 50 % der Schließzellen Plasmolyse zeigten. Zwischen der Probenahme und der Plasmolyse liegt dem-

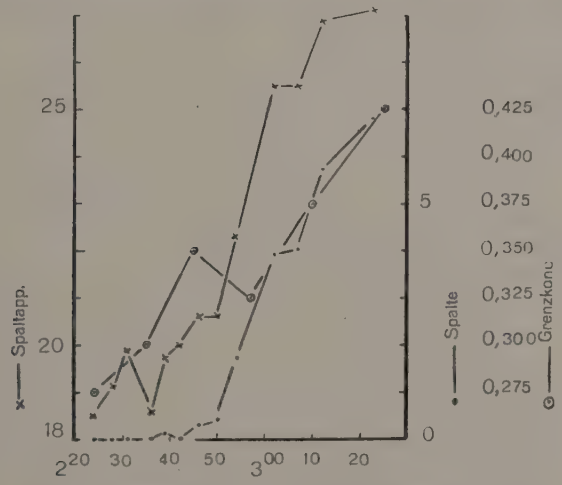


Fig. 5. Vergleich wie in Fig. 2. Lichtstärke 43 %.

nach eine Zeit von 40 Minuten. Während dieser Zeit können natürlich viele Umsetzungen in den Zellen verlaufen, und man weiß deshalb nicht, in welchem Grade der gefundene Grenzkonzentrationswert das Objekt im Momente der Probenahme repräsentiert. Wenn solche Veränderungen aber in den osmotischen Verhältnissen der Schließzellen während der Plasmolysezeit eintreten, dürften sie jedoch von einer derartigen Gleichförmigkeit sein, daß die Ausschläge relativ vergleichbar bleiben.

Der osmotischen Drucksteigerung, die beim Öffnen der Schließzellen eintritt, muß von der gleichzeitig eintretenden Volumenvergrößerung der Zellen entgegengewirkt werden. Wenn dieser Prozeß genügend schnell

geht, kann die osmotische Druckerhöhung nur unbedeutende Werte erreichen. Dies scheint auch in der Serie in Fig. 2 während der ersten 50 Minuten des Versuches einzutreffen. Die Breite der Schließzellen steigt, ob schon die Grenzkonzentration keine merkbaren Veränderungen zeigt. Etwa 3^{h20} weichen die Schließzellen voneinander, und gleichzeitig tritt eine umfassende Reduktion des Grenzkonzentrationswertes ein. Er sinkt von 0,350 n um 3^{h10} bis 0,275 n um 3^{h35}, steigt dann langsam und gleichförmig, bis endlich der Anfangswert wieder erreicht ist.

In den folgenden Serien — Fig. 3—5 — mit den höheren Lichtstärken 16, 23 und 43 % steigt dagegen die Grenzkonzentration schon von Anfang an. Hier erfolgt demnach die Produktion osmotischer Substanz viel schneller als die im Zusammenhang mit der Volumenvergrößerung eintretende Verdünnung des Zellsaftes. Diese Versuchsserien stimmen miteinander und mit der ersten auch darin überein, daß der Grenzkonzentrationswert plötzlich an dem Zeitpunkt sinkt, wo die Schließzellen sich voneinander trennen, so daß die Spalte gebildet wird.

Je stärker das Licht ist, desto langsamer verläuft die Senkung und von desto geringerem Umfang ist sie. Dies kommt wohl daher, daß die Bildung osmotisch wirkender Substanz in der stärkeren Belichtung so schnell erfolgt, daß die Herabdrückung des Grenzkonzentrationswertes, die den Bewegungen der Schließzellen folgt, schnell wieder neutralisiert wird. Der stetig wachsende Vorsprung der osmotischen Substanz im Verhältnis zur Volumenvergrößerung tritt am deutlichsten hervor, wenn man die Durchschnittsabweichung der Grenzkonzentrationswerte vom Anfangswert berechnet:

Fig.	Lichtstärke	Durchschnittsabweichung des Grenzkonzentr.-Wertes vom Anfangswert. Normalität
2	7,5	— 0,018
3	16	+ 0,028
4	23	+ 0,042
5	43	+ 0,092

Das allgemeine umfassende Sinken des osmotischen Wertes im Zusammenhang mit der Entstehung der Spalte muß demnach folgendermaßen erklärt werden. Sobald die Erweiterung der Schließzellen auf den Widerstand der Nebenzellen stößt, bleibt die Bewegung auf einige Zeit stehen. Der Turgor steigt aber weiter. Sobald der Druck den nötigen Mehrwert

erreicht hat, werden die Nebenzellen verdrängt, das Volumen der Schließzellen vergrößert sich schnell und der osmotische Druck sinkt wieder.

Von den stoßweisen Erweiterungen, die zusammen den stomatären Öffnungsvorgang aufbauen, muß daher diese Volumenvergrößerung die größte sein. Erst nach ihrer Durchführung bekommen die Schließzellen den Raum, den sie für ihre Trennung nötig haben. In dem Augenblick, wo die Nebenzellen dem Tugordruck der Schließzellen nachgeben, treten folglich drei miteinander verbundene Prozesse ein: ein großer Volumenzuwachs der Schließzellen, Senkung des osmotischen Druckes und Entstehung der Spalte. Von diesem Augenblick kann man also die eigentliche Öffnungsbewegung, oder wie ich im folgenden diese Bewegung bezeichnen will, die **„motorische Phase"** des Öffnungsverlaufs rechnen. Die früheren, der motorischen Phase vorausgehenden Stadien werden unter der Bezeichnung **„Spannungsphase"** zusammengefaßt, da dabei der Tugor gespannt wird. Die Bewegungen, die gleichzeitig verlaufen, sind nur Veränderungen in Volumen und Dimensionen der Zellen. In dem folgenden Protokoll wird daher als Grenze zwischen den beiden Phasen der Augenblick gerechnet, in dem die Spalte mikroskopisch sichtbar wird.

3. Die Fragestellung.

Es wird beabsichtigt, den quantitativen Zusammenhang zwischen der Lichtmenge und dem Reaktionswert der Öffnungsbewegungen festzustellen. Als Reaktionswerte wurden gewählt:

1. Der Öffnungsausschlag vom Anfang der Exposition bis zum Erreichen einer Spaltweite von 5 Mikrometerteilstrichen.

2. Die Spannungsphase (vom Anfang der Exposition bis zur Entstehung der Spalte).

3. Die motorische Phase (von der Entstehung der Spalte bis zum Erreichen der Spaltweite von 5 Mikrometerteilstrichen).

4. Bestimmungen der Reaktionswerte.

Über die Genauigkeit der Messungen und Schwankungen des Materials habe ich schon früher berichtet (vgl. S. 238).

Als Versuchsobjekte wurden, sofern es möglich war, Blätter mit derselben Schließzellengröße gewählt. Dies war notwendig, weil die Spaltweite 5 Mikrometerteilstriche als Vergleichswert diente.

Es wurde auch kontrolliert, in welchem Grade das Alter der Blätter und die Blattinsertion am Stamme den Versuchsausschlag beeinflussen könnten. Blätter ungefähr gleichen Alters (z. B. die drei untersten Blätter einer 3—4 Wochen alten Pflanze) reagierten gleichmäßig. Durch größere Altersunterschiede wurden stets Abweichungen im Versuchsresultat verursacht.

Die größte Schwierigkeit bei diesen Versuchen war die Feststellung des Zeitpunktes, in dem die Spalte entsteht. Weil Probenahme und Messung eine Zeit von 3 Minuten in Anspruch nahmen, war es unmöglich, die Grenze mit einer größeren Genauigkeit als diesem Zeitabschnitt zu fixieren. Die ungefähre Lage desselben konnte im allgemeinen durch Beobachtungen an den Breitenveränderungen der Schließzellen vorausgesagt werden. Wie schon hervorgehoben, ist das erste Stadium des Öffnungsverlaufs dadurch charakterisiert, daß die Breite der Schließzellen unmittelbar nach der Exposition schnell zunimmt, um später zu einem Minimum reduziert zu werden. Gleichzeitig mit der folgenden Erweiterung entstand die Spalte. Sobald eine Tendenz zur Reduktion der Zellenbreite zum Vorschein kam, wurde das Probenehmen ununterbrochen fortgesetzt, bis die Öffnungszeit festgestellt war. Dann wurden in der Regel die Proben mit längeren Zeitintervallen entnommen, bis endlich das Öffnungsstadium 5 Mikrometerteilstrichen sich näherte. Dies Stadium festzustellen war viel leichter und konnte auch viel genauer geschehen, weil es möglich war, dabei Interpolation zu brauchen (vgl. Fig. 1).

Der Augenblick des Anfangs der motorischen Phase und das Passieren der Grenze 5 Teilstriche mußten daher graphisch festgestellt werden.

Wenn man von diesem Gesichtspunkt aus die Kurven von Fig. 1 untersucht, so findet man beispielsweise in der Serie a, daß die motorische Phase um $10^{h}11$ beginnt und das Öffnungsstadium 5 um $10^{h}32$, d. h. nach 21 Minuten, erreicht. Die Spannungsphase nimmt in derselben Serie etwa 11 Minuten in Anspruch.

Sämtliche in Fig. 1 aufgeführten Serien gelten für die Lichtstärke 50% und für Blätter von verschiedenen Pflanzenindividuen. aber von ungefähr gleichem Alter. Eine Zusammenstellung der Zeitwerte der Spannungsphase und der motorischen Phase gibt folgendes Resultat:

Serie	a	b	c	d	e	
Spannungsphase	11	11	13	0	12	Minuten
Motorische Phase	21	20	17	22	21	„

Die Übereinstimmung zwischen den Zeiten der motorischen Phase ist demnach so gut, daß die Abweichungen ganz innerhalb der Grenzen der Messungsfehler liegen. Mit schwächeren Lichtstärken, wenn also die Exposition eine längere Zeit erfordert, müssen diese Fehler relativ kleiner ausfallen.

Die Werte der Spannungsphase sind ebenfalls in vier Fällen übereinstimmend. In Serie d tritt dagegen eine scharfe Abweichung hervor. Sie ist auch keine Ausnahme, denn die Zeiten der Spannungsphase können große Schwankungen aufweisen. Zwar scheinen sie in gewissen Fällen irgendeine Beziehung zur Lichtstärke zu zeigen, aber sie entbehren ganz der Regelmäßigkeit, die in der motorischen Phase zum Vorschein kommt (vgl. das Folgende).

Durch Vergleiche dieser Art wurde ich in der Tat dazu gezwungen, zwischen den genannten Reaktionsphasen zu unterscheiden und die Stadien näher zu fixieren. Es stellte sich bald heraus, daß der deutlichste Zusammenhang zwischen Lichtmenge und Reaktion nur dann hervortrat, wenn man allein mit der motorischen Phase als Maß der Reaktion rechnete.

5. Das Verhältnis zwischen Lichtmenge und dem totalen Reaktionswert.

Der erste Versuch, den Zusammenhang zwischen Lichtmenge und dem totalen Reaktionserfolg (vom Anfang der Exposition bis zum Öffnungsgrad 5) zu bestimmen, wird in Fig. 7 A wiedergegeben. Die wenn auch geringe Anzahl der hier zusammengestellten Versuche zeigt daß wahrscheinlich ein bestimmtes Verhältnis zwischen Beleuchtungsmenge und Reaktionswert besteht.

Es scheint, nach der Gruppierung der Werte zu urteilen, als machte sich hier die Produktregel geltend.

Die Versuchsserien in Fig. 7 A wurden mit einem Blattmaterial von 6—7 Wochen alten Fabapflanzen durchgeführt. Da diese unter ziemlich wechselnden Beleuchtungsverhältnissen, u. a. infolge gegenseitiger Beschattung, aufgezogen waren, war es notwendig, bei einer Wiederholung der Versuche ein gleichförmigeres Material zu verwenden, so daß jeweilige durch die Beleuchtungsvariationen hervorgerufene Stimmungsverschiedenheiten eliminiert wurden. Die Fortsetzung der Versuche wurde daher in der Weise vorgenommen, daß auch diese vermuteten Stimmungsverschiedenheiten in Untersuchung genommen werden konnten, falls deren Vorhandensein sich bestätigen sollte.

Es wurden daher Fabakulturen in drei verschiedenen Lichtlagen aufgezogen: 1. Eine Gewächshauskultur mit stark abgeschirmtem Licht. Diese wird im folgenden als „Schattenpflanzen“ bezeichnet. 2. Eine andere Gewächshauskultur ohne besondere Lichtabblendung: „Die Lichtpflanzen des Gewächshauses“. 3. Eine Freilandkultur: „Die Freilandpflanzen“.

Die täglichen Beleuchtungsverhältnisse dieser Kulturen werden in Fig. 6. veranschaulicht.

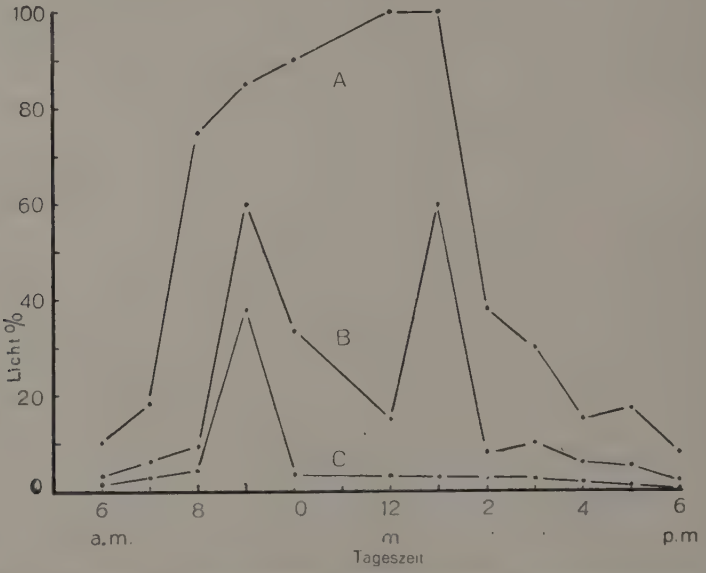


Fig. 6. Die tägliche Lichtstärke der Fabakulturen an einem wolkenlosen Tage gemessen.
A Die Freilandpflanzen. Lichtstärke im Durchschnitt 48 %.
B Die Lichtpflanzen des Gewächshauses. Lichtstärke im Durchschnitt 18 %.
C Die Schattenpflanzen. Lichtstärke im Durchschnitt 5,1 %.

Die Versuchsserien, die mit diesem Material ausgeführt wurden, sind in Beziehung auf das Verhältnis Beleuchtungszeit: Lichtstärke in Fig. 7 B und 8 wiedergegeben.

Die Serien mit den Lichtpflanzen des Gewächshauses und den Freilandpflanzen enthalten leider keine Proben der höchsten Lichtstärken. Dies kommt daher, daß sämtliche in jeder einzelnen dieser Kurven vereinigten Serien während einer Zeit von 3—4 Tagen durchgeführt wurden. Es war notwendig, die Versuchsserien am Anfang einer Periode von schönem Wetter zu beginnen, weil sie sämtlich auf

gleichmäßige Lichtverhältnisse gegründet waren. Wenn nun, wie in den beiden obigen Fällen, diese Periode gleichförmigen Lichtes schon vor der Beendigung der Serien aufhörte, so war man natürlich gezwungen, auf eine Fortsetzung zu verzichten, weil es in der Regel viele Tage dauerte, bis wieder geeignetes Wetter eintrat. Währenddessen war das Material für eine Periode ganz anderen Lichtverhältnissen ausgesetzt und daher mit dem früheren nicht mehr vergleichbar.

Wie Fig. 7 und 8 zeigen, weichen die Ausschläge der verschiedenen Kulturen weit voneinander ab. In Fig. 7 B sind die Versuchsresultate ungefähr wie in Fig. 7 A gruppiert. Es scheint daher, als ob man auch hier bei den Schattenpflanzen den Schluß ziehen könnte, daß das Verhältnis Beleuchtungszeit: Lichtstärke der Produktregel folgt. Diese Gesetzmäßigkeit der Werte tritt aber bei den Lichtpflanzen des Gewächshauses sehr zurück (Fig. 8 A), und bei den Freilandpflanzen liegen die Werte so zerstreut, daß man überhaupt keinen Zusammenhang zwischen den beiden Faktoren feststellen kann.

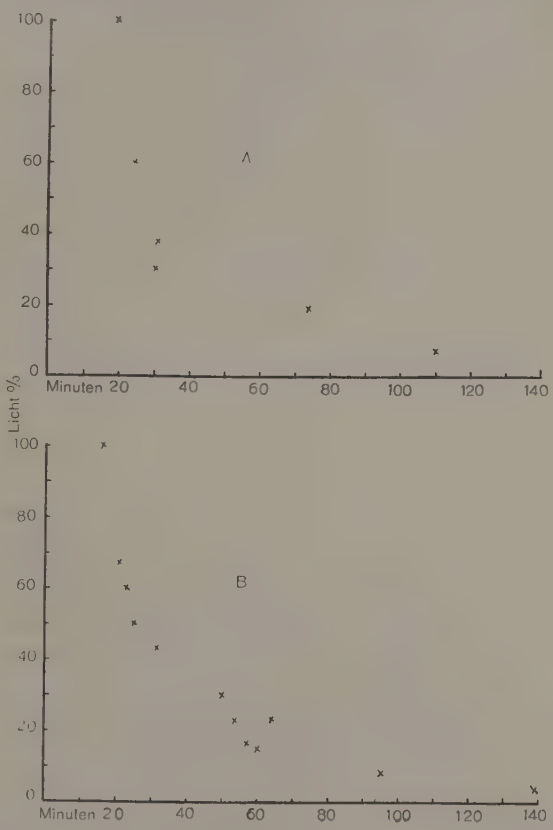


Fig. 7. Das Verhältnis zwischen Lichtstärke und der Zeit des totalen Reaktionserfolges (d. h. die Öffnungsreaktionen vom Anfang der Exposition bis Erreichen einer Spaltweite von 5 Mikrometerteilstrichen). Jeder Wert ist das Resultat einer Versuchsserie, wie sie in Fig. 1 dargestellt ist. *A* = „Lichtpflanzen des Gewächshauses; ältere." Vgl. S. 252. *B* = „Schattenpflanzen". Vgl. S. 252.

Fig. 7 A und 8 A gelten Pflanzen, die im großen und ganzen unter denselben Lichtverhältnissen gewachsen sind. Die Pflanzen der Fig. 7 A sind aber etwa doppelt so alt wie diejenigen der Fig. 8 A.

Im totalen Reaktionserfolg bis zu einer Spaltweite von 5 Mikrometerteilstrichen ist bei den Schattenpflanzen die Beleuchtungszeit in der Hauptsache der Lichtstärke umgekehrt proportional. Diese Regel wird um so stärker durchbrochen, je stärkeres Licht auf die Pflanzen während ihres Aufwachsens einwirkt. Bei den am meisten exponierten Objekten ist daher die Regelmäßigkeit ganz verwischt.

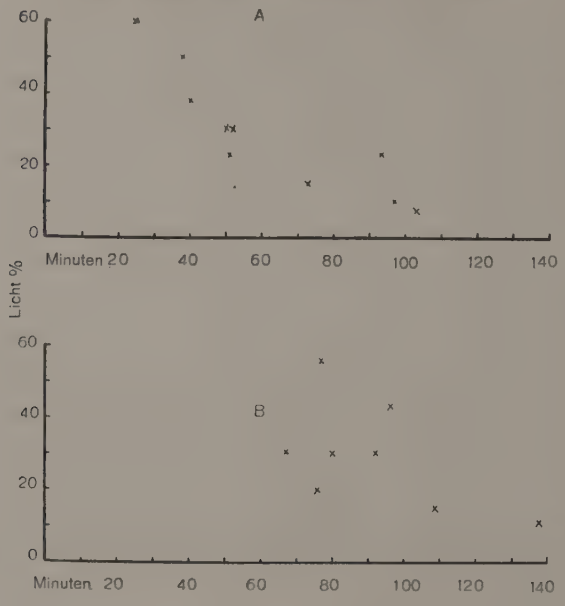


Fig. 8. Vergleich wie in Fig. 7.
A = „Lichtpflanzen des Gewächshauses; jüngere." Vgl. S. 251 u. 252.
B = „Freilandpflanzen". Vgl. S. 252.

Mit dieser Verschiebung steigt auch der absolute Wert der Beleuchtungszeit, d. h. in je stärkerem Licht die Pflanzen aufgezogen sind, desto längere Exposition wird für das Durchführen der Öffnungsreaktionen in Anspruch genommen.

6. Das Verhältnis zwischen Lichtmenge und den verschiedenen Phasen des Reaktionsverlaufs.

Sowohl in der ersten Formulierung des Produktgesetzes von Blaauw (1909) und Fröschel (1908—1909) als auch in der Mehrzahl folgender Untersuchungen wurde das quantitative Verhältnis zwischen Reizmenge und den ersten Stadien der Reaktionskette gesucht. Eine derartige Beziehung kann natürlich auch betreffs der Spaltöffnungsreaktionen gesucht werden. Ich kann z. B. eine Beziehung der Produktregel auf die Spannungsphase suchen. Ich wähle dabei die ersten Glieder des Reaktionsverlaufs, die in den Schließzellen vor

dem Auftritt der Spalte auftreten. Das entspricht z. B. den phototropischen Prozessen, die in einer Koleoptilenspitze von Avena vor dem Eintritt des sichtbaren Moments — der Krümmung — stattfinden. Ich kann aber auch eine Beziehung der Produktregel auf irgendeine der folgenden Phasen der Reaktionskette, z. B. der motorischen, suchen. Die Hauptsache dabei ist, daß die gewählten Reaktionsabschnitte mit scharfen und experimentell feststellbaren Grenzen definiert werden können. Gewöhnlich wurde als eine derartige Grenze der Augenblick gewählt, wo die „Reaktion", d. h. der sichtbare Moment der Reaktionskette, zum Vorschein kam. Man kann aber ebensogut einen anderen Reaktionsabschnitt wählen, wenn es nur möglich ist, ihn exakt zu messen. Daher habe ich in meinen Versuchen den Öffnungswert 5 Mikrometerteilstriche gewählt. Einer gleichartigen Methode hat man sich schon früher in reizphysiologischen Untersuchungen bedient. (Arisz 1915, Lundegårdh 1918, Oehlkers 1926.)

Es wäre natürlich ein Vorteil, auch Versuche über die Präsentationszeit, z. B. in bezug auf die motorische Phase, anzustellen. Da aber der Mechanismus der Schließzellen sehr schnell gegen Verdunkeln reagiert, so daß Schließbewegungen sofort einsetzen, waren Bestimmungen in dieser Hinsicht nicht ausführbar. Sämtliche Versuche gelten daher für Dauerbeleuchtung. Die Fig. 9—12 zeigen, wie verschiedene Lichtstärken und entsprechende Belichtungszeiten die Spannungsphase und motorische Phase beeinflussen. Es wird somit hier ein Versuch gemacht, die Kurve von Fig. 7 und 8, wo die Reaktionen der Spannungsphase und der motorischen Phase summiert sind, zu analysieren.

Um Mißverständnisse zu vermeiden, sei als Beispiel angeführt, daß in Fig. 9 folgende Zeitwerte der Lichtstärke 100% entsprechen: Zum Durchführen der Spannungsphase 14 Minuten, zum Durchführen der motorischen Phase 5 Minuten.

Diese Zusammenstellungen zeigen, daß zwar die motorische Phase, aber nicht, wie es scheint, die Spannungsphase dem Produktgesetz gehorcht. Auch die Freilandpflanzen, die in Fig. 8 B keine Regelmäßigkeit betreffs der Verhältnisse Belichtungszeit : Lichtstärke zeigen, geben hier einen scharfen Ausschlag, sogar besser präzisiert als bei den übrigen Kulturen. Durch diese Zergliederung der Reaktion in die beiden Phasen sind demnach die unregelmäßigen Momente der Reaktionskette von den regelmäßigen getrennt.

Es wird dadurch auch erklärlich, daß in Fig. 7 und 8 die Produktregel nur in dem Maße zum Vorschein kommen kann, als die Zeit-

werte der motorischen Phase gegenüber denen der Spannungsphase vorherrschen. Dies trifft in den Serien in Fig. 7 zu, wo die Spannungsphase nur unbedeutende Zeitwerte umfaßt. In den Freilandserien dagegen sind die Zeiten der Spannungsphase dominierend, so daß die in der motorischen Phase steckende Regelmäßigkeit der Zeitwerte ganz verwischt wird.

In Fig. 9—12 ist die Kurve der Funktion $\mathbf{it} = \mathbf{k}$ eingezeichnet ($\mathbf{i}$ = Lichtintensität, $\mathbf{t}$ = Zeit, $\mathbf{k}$ = Konstante). Die Kurve ist also nicht als die ideale Verbindungslinie der Werte gezogen.

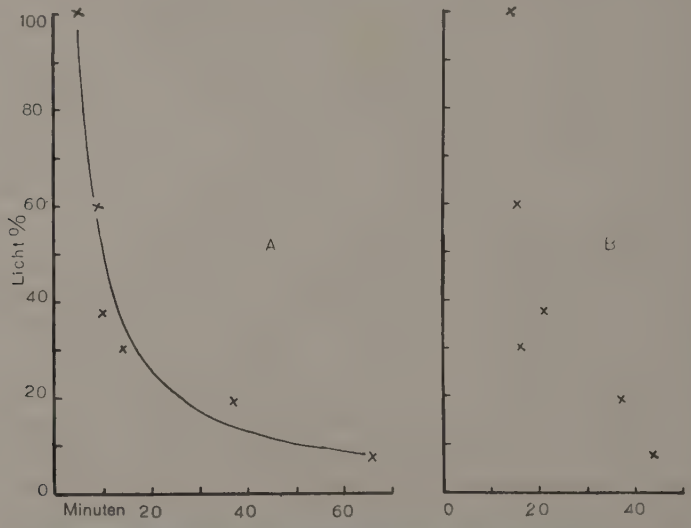


Fig. 9. Ältere Lichtpflanzen des Gewächshauses. Das Verhältnis zwischen Lichtstärke und der Verlaufszeit der Reaktionsphase.
A = Die motorische Phase. Vgl. S. 249.
B = Die Spannungsphase. Vgl. S. 249.
Die Kurve in *A* entspricht der Formel $\mathbf{it} = 500$.

In diesen vier Fällen, wo die Produktregel geprüft wird, sind jedoch $\mathbf{i}$ und $\mathbf{t}$ keine einfachen Faktoren.

Wenn $\mathbf{i}$ in Prozent und $\mathbf{t}$ in Minuten ausgedrückt wird, gilt für die in Fig. 9 eingezeichnete Kurve die Gleichung $\mathbf{it} = 500$. Das Material, mit welchem diese Serien ausgeführt waren, stammte aus derselben Lichtlage, in der die Pflanzen der in Fig. 9 abgebildeten Serien später aufgezogen wurden. Diese Pflanzen waren jedoch viel jünger. Die Kurve in Fig. 11 entspricht auch nicht obiger Formel, sondern $\mathbf{i}\ (\mathbf{t} - 18) = 500$.

In folgender Zusammenstellung können wir die Gleichungen überblicken, deren Kurven in Fig. 9—12 eingezeichnet sind.

Fig. Nr.	Pflanzengruppe	Durchschnittl. Lichtstärke nach Fig. 6	Modifikation der Gleichung $it = k$
10	Schattenpflanzen	5,1 %	$(i + 10)(t + 1) = 1500$
9	Lichtpflanzen des Gewächshauses, ältere	18 %	$it = 500$
11	Lichtpflanzen des Gewächshauses, jüngere	18 %	$i(t - 18) = 500$
12	Freilandpflanzen	48 %	$(i - 5)(t - 38) = 500$

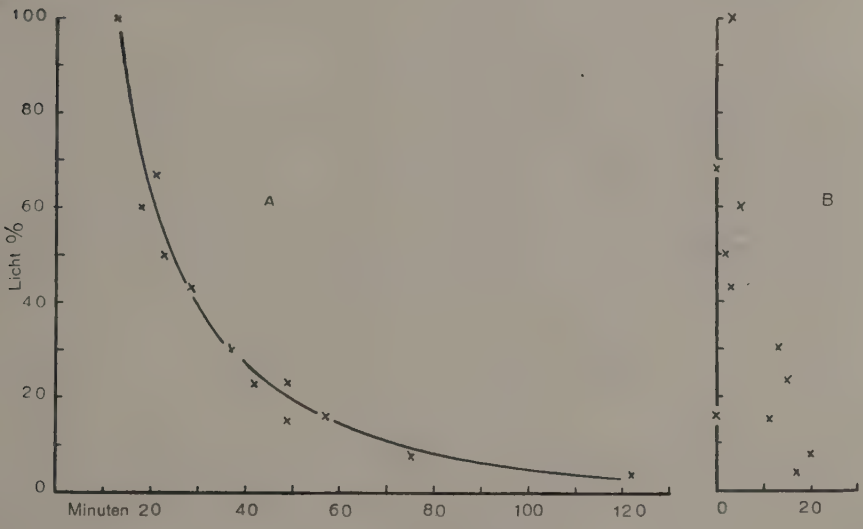


Fig. 10. Schattenpflanzen. Vergleich wie in Fig. 9.
Die Kurve in *A* entspricht der Formel $(i + 10)(t + 1) = 1500$.

Die allgemeine Gleichung ist also $(i + x)(t + y) = k$, wobei x und y negativ oder positiv sein können.

Von diesen vier Gleichungen hat die in Fig. 9 wiedergegebene die gewöhnliche, die Produktregel kennzeichnende Gestalt. Mit Verschiebungen in den ökologischen Lichtbedingungen des Materials wird die Hyperbelkurve sowohl der x-Achse als der y-Achse gegenüber verschoben.

Diese Verschiebungen der Hyperbel sind wenigstens in ihrer äußeren Form von derselben Art, die Tröndle (1910) in dem Einfluß des Lichtes auf der Plasmahaut gefunden hat. Ähnliche Formeln

können nach Tröndle (1910, S. 221) auch auf Pringsheims Untersuchungen (1907) über das Verhältnis zwischen photischer Reizintensität und Reaktionszeit bezogen werden. Auch Lundegårdh (1918) bringt den Zusammenhang zwischen Reizintensität und Reaktions-

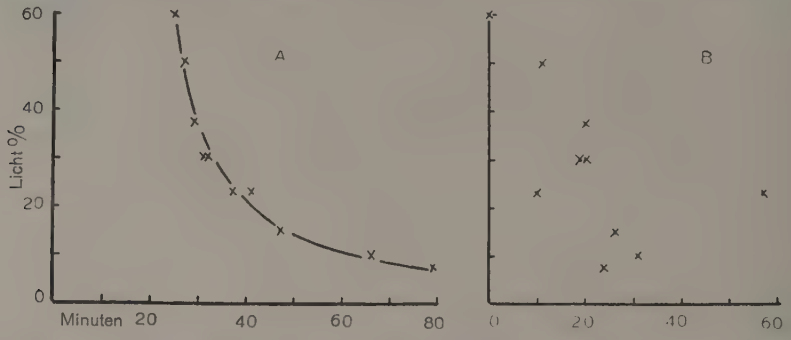


Fig. 11. Jüngere Lichtpflanzen des Gewächshauses. Vergleich wie in Fig. 9. Die Kurve in *A* entspricht der Formel $i\,(t-18) = 500$.

geschwindigkeit der geotropischen Bewegungen der Keimwurzeln in eine Formel dieser Art, wenn es sich auch dabei zeigt, daß diese „Effektregel" nur innerhalb gewisser Grenzen gilt.

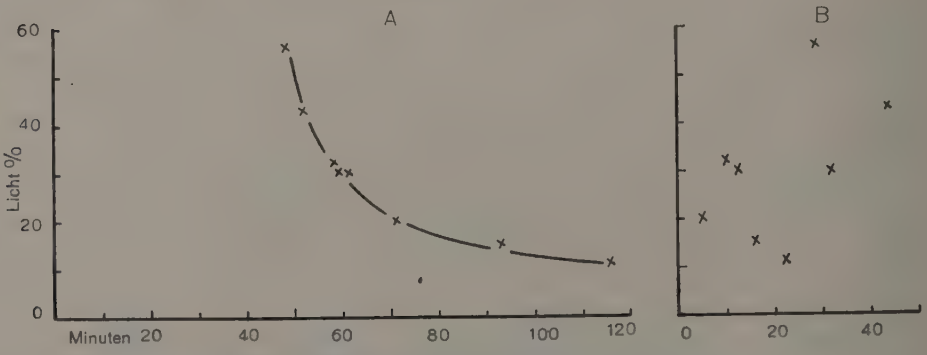


Fig. 12. Freilandpflanzen. Vergleich wie in Fig. 9. Die Kurve in *A* entspricht der Formel $(i-5)\,(t-38) = 500$.

Die Kurve Tröndles auf S. 209 (1910) ist gerade der geometrische Ausdruck der obigen Formel $i\,(t-y) = k$. Tröndle stellt allerdings eine andere Gleichung auf $i'\,(t'-k) = i\,(t-k)$, aber der Faktor k entspricht hier y in meiner obigen Gleichung.

Für die physiologische Bedeutung dieses Faktors geben seine Untersuchungen keine Erklärung. Da t in seinen Versuchen der

Reaktionszeit entspricht und er berechnet, daß (t—k) wahrscheinlich der Präsentationszeit entsprechen soll, wäre k als die Zeit zu betrachten, die vergeht, bis die Induktion zur Reaktion geworden ist. Sie wird von ihm als „Überführungs- oder Transmissionszeit" bezeichnet.

Meine eigenen Versuche geben auch keinen bestimmten Aufschluß über die physiologische Bedeutung der Faktoren x und y, aber es liegt sehr nahe anzunehmen, daß sie nur die Folge der anatomischen Verhältnisse der Objekte sind. Eine höhere Exposition der Pflanze hat bekanntlich eine festere Struktur der Zellwände und der Kutikula zur Folge. Die Gewebe werden starrer und unbeweglicher, und es wird folglich eine größere Energiemenge in Anspruch genommen, um eine gewisse Bewegung in Gang zu setzen und durchzuführen. Mit dieser Hypothese stimmen in der Tat die Kurven sehr gut überein. Im Vergleich mit den Schattenpflanzen verlangen die Lichtpflanzen des Gewächshauses einen Mehrwert sowohl an Intensität als an Zeit, um dieselben Reaktionserfolge zu erreichen. Dieser Mehrwert ist in der einzelnen ökologischen Gruppe bei sämtlichen geprüften Lichtstärken von derselben Größe. Er ist ein Ausdruck für den vergrößerten Widerstand, der sich den Formveränderungen der Schließzellen entgegenstellt. Dieser Widerstand ist natürlich von derselben Größe, ob die motorische Phase mit einer hohen oder niedrigen Lichtstärke durchgeführt wird, und er muß daher immer dieselbe Steigerung des Energieverbrauchs verursachen (vgl. Lundegårdh 1918, S. 115). Diesen Mehrwert von Energie erreicht der Mechanismus durch erhöhte Ansprüche entweder auf die Lichtstärke oder auf die Belichtungszeit oder auf beide Faktoren. Man könnte in der Diskussion über diese Prozesse auch von einer „Stimmung" sprechen. In diesem Fall wären x und y die mathematischen Ausdrücke für diesen Begriff.

Es ist natürlich auch denkbar, daß die Faktoren x und y ihren Grund in ganz anderen Verhältnissen haben, z. B. in Enzymen oder Permeabilität. Hierüber geben die Versuche aber keinen Aufschluß.

7. Die Spaltöffnungsbewegungen als Reizprozesse.

A. Die Spannungsphase.

Um die Gesetzmäßigkeit der Reaktionen richtig zu verstehen, ist es notwendig, die Prozesse der Spannungsphase etwas näher zu prüfen. Ihre Schwankungen betreffs der Induktionszeit bilden ja in sämtlichen Versuchsserien einen Gegensatz zu dem regelmäßigen Verlauf der motorischen Phase.

Es ist nun leicht festzustellen, daß diese Schwankungen und Unregelmäßigkeiten ganz von der Ausgangslage abhängen, die die Schließzellen am Anfang des Versuches zeigen. Die Ausgangslage schwankt nämlich auch sehr, was darin seinen Grund hat, daß die Schließbewegungen der Spaltöffnungen bei den verschiedenen Blättern nicht denselben Endzustand erreichen. Die Veränderungen in Form und Turgor sind ja nicht mit dem Spaltenschluß beendigt. Die Schließzellen geben noch eine längere oder kürzere Zeit Wasser ab, erreichen dadurch verschiedene Endstadien betreffs des relativen Volumens, der Form und des Turgors. Wird eine Anzahl nach Alter und Exposition gleichförmiger Blätter eingesammelt, in einen feuchten Dunkelraum hineingestellt und werden die Schließzellen nach einigen Stunden, eventuell nach einem Tage untersucht und gemessen, so zeigt sich, daß in einigen Fällen die Schließzellen sich nicht ganz geschlossen haben, daß sie in einigen anderen Fällen sehr verkleinert sind, so daß sie wie zwei nahezu rechteckige Zellen dicht zusammengepreßt liegen, und daß schließlich bei der Mehrzahl der Blätter die Schließzellen von einem plankonvexen Umkreise begrenzt sind und daß sie ihre Spalten geschlossen haben. Bei dem ersten Typus und auch in solchen Fällen, wo die Spalte zwar geschlossen ist, aber die Schließzellen eine auffallend starke Biegung der konvexen Außenfläche zeigen, kann man immer beobachten, daß die Spalte augenblicklich an Breite zunimmt, bzw. entsteht, wenn das Blatt exponiert wird. Einen solchen Fall, in welchem die Spannungsphase von dem Zeitwert Null ist, haben wir in Fig. 1 d gesehen.

Nun ist es leider unmöglich, am Anfang einer Versuchsserie nur solche Blätter zu wählen, die betreffend der Ausgangslage der Spaltöffnungen ganz gleichförmig sind. Dies Auswählen kann natürlich nur schätzungsweise geschehen. Als Folge davon bekommt man auch die schwankenden Zeitwerte der Spannungsphase, die wir in den Versuchsserien gefunden haben. Ähnliche Resultate auch bei Nicolić (1925).

Die wechselnde Ausgangslage der Schließzellen wirkt auf die Dauer der Reaktionszeit in einer Art ein, die sehr stark an die Beeinflussung erinnert, die z. B. eine Vorbeleuchtung auf eine phototropische Reaktion ausübt. (Vgl. Oehlkers 1926.)

Wollte man die Spaltöffnungsbewegungen als eine photonastische Reizreaktion betrachten und suchte man z. B. die Reaktionszeit einer bestimmten Lichtstärke festzustellen, so würde das Resultat sehr verschieden sein. Wenn es jedoch schließlich gelingen sollte, durch eine

geeignete Vorbehandlung das Material so gleichförmig zu machen, daß die Werte der Reaktionszeit regelmäßig ausfielen, so könnte man dabei für denselben physiologischen Prozeß zwei verschiedene Reaktionen als Indikatoren wählen, und zwar Entstehung der Spalte oder die Breitenzunahme der Schließzellen. Z. B. würde in Fig. 1 die Reaktionszeit auf etwa 12 Minuten festgestellt werden, wenn man die Berechnungen auf die Reaktion der Spaltweite begründete, aber zu Werten unterhalb 2 Minuten, wenn als Reaktion die Breitenzunahme der Schließzellen gewählt worden wäre. Diese beiden Reaktionen sind aber nichts anderes als die sichtbaren Momente einer dritten Reaktion, und zwar der Wassereinsaugung. Die physiologischen Prozesse, die während der Reaktionszeit verlaufen, sind daher gerade dieselben, die nachher, d. h. während des Verlaufs der „Reaktion", stattfinden.

Wegen der reversiblen Natur der Spaltöffnungsreaktionen ist es unmöglich, die Präsentationszeit und den Schwellenwert zu bestimmen, sonst würde wahrscheinlich dieselbe Willkürlichkeit, die in der Reaktionszeit zum Ausdruck kommt, sich auch hier geltend machen. Wenn andere Reizprozesse durch ein ähnliches Zusammenwirken von Faktoren reguliert werden, dann ist es nicht erstaunlich, daß man auf bedeutende Schwierigkeiten stoßen muß, wenn es gilt, solche Begriffe wie Schwellenwert und Präsentationszeit zu definieren und experimentell zu prüfen. (Blaauw 1909, S. 333. Vgl. Arisz 1915, S. 72, Lundegårdh 1918, S. 116, Burckhardt 1926, S. 312.)

B. Die motorische Phase.

Das Hauptergebnis der Untersuchung, daß die Öffnungsbewegungen nach der Gleichung $(i+x)\ (t+y)=k$ verlaufen, schließt sich eng an die Untersuchungen an, die in den letzten Jahren über den photochemischen Mechanismus dieser Bewegungen ausgeführt worden sind. Aus diesen Untersuchungen, betreffs deren ich auf eine Zusammenstellung andernorts verweise (1926), hat sich eine Auffassung über den Reaktionsverlauf ergeben, die man kurz so ausdrücken kann: Durch die Lichtwirkung kommt ein Kohlehydratumsatz in Schließzellen und Epidermiszellen zustande, wodurch Veränderungen im osmotischen Druck und der Saugkraft eintreten, so daß die Schließzellen Wasser aufsaugen und voneinander abbiegen. Wenn dieser Stoffumsatz photochemischer Natur wäre, dann würde er gleich anderen derartigen Prozessen dem Bunsen-Roscoeschen Gesetze $it=k$ unterworfen sein. Folglich dürfte man erwarten, daß diese Gleichung auch auf die Folgeprozesse — der

osmotischen Saugung und den Schließzellenbewegungen — bezogen werden könnte. Da die vorliegende Untersuchung gezeigt hat, daß die Schließzellenbewegungen in der Tat der obigen Energieformel folgen, so ist gleichzeitig ein Beweis — wenn auch kein endgültiger — dafür erbracht, daß die vorhergehenden Reaktionen auch der Formel folgen und daß die Stoffumsetzungen daher auch photochemischer Natur sind.

Es ist auch möglich, der Rolle des Lichtes in diesen photochemischen Prozessen durch eine zweite Frage näher zu treten: Ist das

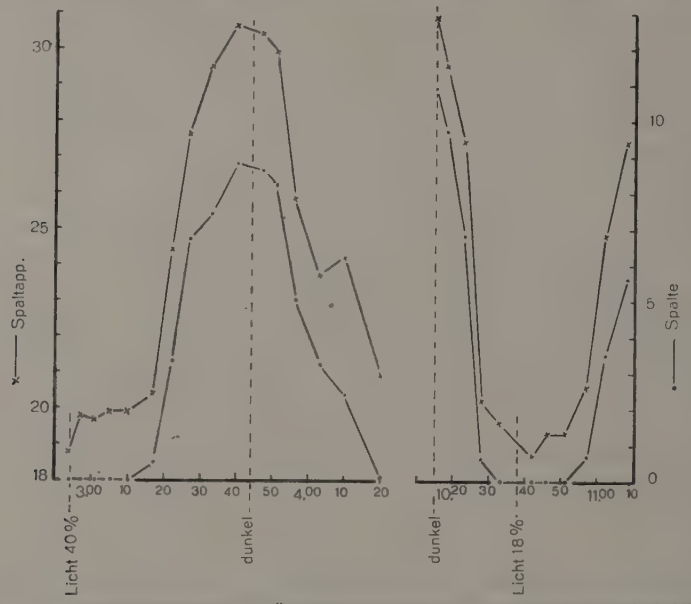


Fig. 13. Die Umkehrbarkeit der Öffnungsreaktionen beim Licht-Dunkel-Wechsel.

Licht die reaktionstreibende Kraft oder wirkt es nur auslösend?

Zur Beantwortung dieser Frage soll auch die Spaltöffnungsfunktion bei eintretender Verdunkelung in Betracht gezogen werden. Fig. 13 zeigt, daß die Schließbewegungen der Spaltöffnungszellen beim Verdunkeln unmittelbar eintreten (vgl. Linsbauer 1917). Irgendeine Nachwirkung der Lichtbehandlung macht sich also nicht geltend. Diese Erscheinung sowie auch die Umwendbarkeit der Bewegungen beim Licht—Dunkel-Wechsel und die quantitative Beziehung zwischen Lichtmenge und Reaktionserfolg zeigen, daß die Rolle des Lichtes

in diesen Prozessen nicht katalytischer Natur ist. Der durch das Licht hervorgerufene neue Gleichgewichtszustand im System

$$\text{osmotisch unwirksamer Stoff} \underset{\text{(Dunkel)}}{\overset{\text{(Licht)}}{\rightleftharpoons}} \text{osmotisch wirksamer Stoff}$$

bleibt nur unter dauerndem Zufluß von Lichtenergie aufrechterhalten. Bei eintretender Verdunkelung wird das System sofort in die ursprüngliche thermodynamische Gleichgewichtslage zurückgeführt. Gerade durch diese Erscheinung sind diejenigen photochemischen Prozesse gekennzeichnet, die Lichtenergie aufspeichern und in chemische Energie umwandeln.

Die Rolle des Lichtes in den Spaltöffnungsbewegungen besteht dann wahrscheinlich darin, daß es die für den Stoffumsatz nötige Energie liefert. Dieser Prozeß ist der Kern des ganzen Reaktionssystems. In den Öffnungsbewegungen der Schließzellen ist also das Licht nicht eine reaktionsauslösende, sondern die reaktionstreibende Kraft, d. h. es liefert die Energie für das Geschehen.

Wenn man mit „Reizprozessen" nur Auslösungserscheinungen in einem Organismus bezeichnet, d. h. solche Reaktionen, bei denen eine aufgespeicherte Kraft durch eine andere in Gang gesetzt wird, dann sind die Spaltöffnungsreaktionen keine Reizprozesse. Jedenfalls kennen wir das auslösende Moment nicht. (Vgl. Linsbauer 1917 und Nicolić 1925.)

8. Die Spaltöffnungsbewegungen von Picea excelsa.

Nach den Untersuchungen von Vicia Faba wurden auch Versuche gemacht, um das quantitative Verhältnis zwischen Lichtmenge und Schließzellenbewegung bei Picea excelsa festzustellen. Betreffs Behandlung der Objekte und Anordnung der Versuche machte ich hierbei von den Erfahrungen Gebrauch, die ich bei der Arbeit mit Vicia Faba gewonnen hatte.

Es war leider unmöglich, die Spaltweite der Fichtennadeln mit derselben Methode zu bestimmen, die bei Vicia Faba verwendet worden war. Dazu eignen sich weder die Dicke der Nadeln noch die Epidermisstruktur. Ich wählte daher eine andere Methode, eine Modifikation der gewöhnlichen Infiltrationsmethode, die ich früher in Untersuchungen von Koniferennadeln geprüft hatte (Stälfelt 1924, 1926). Dabei wird in der Weise verfahren, daß die Nadeln in schmale, mit

Äther gefüllte Glasröhrchen hineingesteckt und die infiltrierten Partien in Zehnteln geschätzt werden. Eine Infiltration erfolgt nahezu augenblicklich, wodurch es möglich wird, Messungen in größerem Umfang durchzuführen. Was die Methodik und das Material im übrigen betrifft, sei auf die Beschreibung an anderer Stelle verwiesen (Stålfelt 1926).

Jeder Wert wurde als Durchschnitt von zehn Einzelmessungen berechnet.

Das Material wurde in derselben Weise, wie das von Vicia Faba behandelt. Am Abend vor dem Versuchstag wurden von einem Baum eine Anzahl jüngerer Sprosse eingesammelt und in eine feuchte Dunkelkammer gestellt. Dann wurden sie am folgenden Tage bei verschiedenen Lichtstärken exponiert.

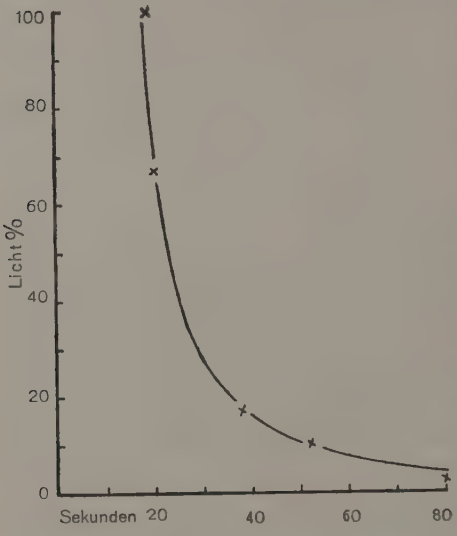


Fig. 14. Picea excelsa. Das Verhältnis zwischen Lichtmenge und Reaktionserfolg, d. h. die Öffnungsreaktionen vom Anfang der Exposition bis Erreichen einer Spaltweite, die etwa die Hälfte der normal maximalen entspricht.

Die ersten Versuchsserien dieser Art machten den Eindruck, als seien die Spalten auch an den im Dunkeln aufbewahrten Nadeln geöffnet. Sämtliche Serien zeigten offene Spalten. Bald konnte ich aber feststellen, daß oft während der Fortdauer einer Messung die Spalten noch vergrößert wurden.

Die Bestimmung eines Wertes, d. h. das Durchführen von zehn Infiltrationen nahm eine Zeit von etwa 2 Minuten in Anspruch. Diese Zeit war aber zu lang, weil deutliche Verschiebungen der Spaltweite schon nach einigen Sekunden eintraten, d. h. von der einen Messung bis zu der anderen, wenn die Messungen in ununterbrochener Reihe aufeinander folgten. Es war also notwendig, das methodische Verfahren zu verfeinern.

Die Messungen wurden daher folgendermaßen organisiert. Das Objekt wurde im Dunkelzimmer in eine Petrischale übergeführt, mit einer Haube zugedeckt und dann auf den Platz der Exposition hinausgesetzt. In einem gewissen mit der Uhr kontrollierten Augenblicke wurde die Haube weggenommen, die Messungen fingen an und wurden

in ununterbrochener Reihe fortgesetzt, bis die Infiltration den Wert von fünf Zehnteln erreichte. Dieser Zeitpunkt wurde notiert. Wenn solche Bestimmungen zehnmal wiederholt waren, wurde der Durchschnittswert berechnet. Dieser gibt also an, wie viele Sekunden die Nadeln brauchen, um mit der betreffenden Lichtstärke die Hälfte des maximalen Öffnungswertes zu erreichen. Nach derartigen Werten ist die Fig. 14 gezeichnet worden. Die Werte schließen sich gut an die beigefügte Kurve der Funktion $(i-3)(t-14) = 500$ (t = Sekunden) an. Die Produktregel gilt also auch bei Picea excelsa.

Wegen der großen Schnelligkeit der Reaktionen ist es natürlich unmöglich, zwischen Spannungsphase und motorischer Phase zu unterscheiden. Die Werte in Fig. 14 sind demnach Summationswerte und entsprechen bei Vicia Faba den Werten von Fig. 7 und 8.

Das wichtigste Resultat dieser Messungen sind natürlich die Geschwindigkeitswerte, die hier zutage treten. Der gewählte Infiltrationswert — fünf Zehntel — entspricht etwas mehr als der Hälfte des gewöhnlichen Tagesmaximums (vgl. Stälfelt 1926). In derselben Weise war der gewählte Wert 5 Mikrometerteilstriche ungefähr die Hälfte der gewöhnlichen Tagesmaxima von Vicia Faba. Ein Vergleich der Spaltöffnungsfunktion der beiden Pflanzen zeigt also, daß die Öffnungsgeschwindigkeit bei Picea excelsa etwa 60 mal so groß ist wie bei Vicia Faba. Voraussetzung: Blätter und Nadeln mit Wasser gesättigt.

So weitgehende Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit der Regulationsfähigkeit des Mechanismus müssen unzweifelhaft wichtige ökologische Folgen für die betreffenden Pflanzen bedingen. Und doch sind die hier untersuchten und ganz zufällig gewählten Objekte wahrscheinlich keine Extremtypen. Es muß natürlich auch für die Pflanzen von großer Bedeutung sein, mit der Zeit möglichst ökonomisch umzugehen. Gilt es, eine kurze Lichtperiode des Tages zu benutzen oder einer schnell einsetzenden Transpirationssteigerung zu begegnen, immer wird das Resultat davon abhängen, mit welcher Geschwindigkeit die Schließzellen die entsprechende Gleichgewichtslage erreichen.

9. Schluß und Zusammenfassung.

Versuchsobjekt I: Blätter von Vicia Faba. Spaltöffnungen der Oberseite.

1. Methode: Einige Stunden vor dem Versuchsbeginn wurden die Blätter abgeschnitten und in eine feuchte Dunkelkammer gestellt.

Für jede Versuchsserie wurde ein Blatt genommen, in eine mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidete Petrischale gelegt und bei einer gewählten Lichtstärke exponiert (± abgeschirmtes Himmelslicht von wolkenfreiem Himmel, mit Imperial-Exposuremeter in Prozent gemessen).

Unmittelbar vor der Exposition und nachher mit Zeitintervallen von 3 oder mehreren Minuten wurde die Spaltstellung folgendermaßen gemessen: Vom Rande der Blattspreite wurde ein schmales (6—7 mm breites), rechteckiges Blattstückchen ausgeschnitten, in Paraffinöl unter das Mikroskop gelegt und 10 Schließzellenpaare mittels eines Okularmikrometers gemessen. Aus diesen Einzelwerten wurden Durchschnittswerte für die Spaltweite und die Breite des ganzen Schließzellenapparats berechnet.

Die Zuverlässigkeit der Methode wurde durch vergleichende Messungen an intakten Blättern geprüft.

2. Wird ein Blatt vom Stamme losgetrennt oder ein Stückchen einer Spreite, die noch am Stamme sitzt, ausgeschnitten, so treten sofort Schließbewegungen ein. Es kommt auch vor, daß diesen Schließbewegungen eine Öffnungsphase vorangegangen ist. Die Folgen des Schnitteingriffes können wenigstens für kürzere Zeit (20—30 Minuten) vermieden werden, wenn das Blatt einige Stunden im voraus abgeschnitten und in einer feuchten Dunkelkammer aufbewahrt wird.

3. Der Spaltmechanismus reagiert unmittelbar (<2 Minuten) nach der Exposition, was sich in einer Breitenzunahme der Schließzellen kundgibt. Dagegen kann es viele Minuten dauern, bis die Schließzellen sich voneinander trennen, so daß die Spalte entsteht.

4. Die Öffnungsbewegungen — sowohl die Vergrößerungen der Spaltweite als der Breite des ganzen Apparates — sind von einem rhythmischen Verlauf. Die totale Öffnungsperiode setzt sich also aus einer Serie kleinerer Perioden zusammen. Diese zeigen jedoch große Schwankungen sowohl hinsichtlich der Schwingungsamplituden wie der Zeitintervalle.

Die erste dieser Kleinperioden ist in der Regel die am meisten ausgeprägte. Sie fängt mit einer Breitenzunahme der Schließzellen an, der bald eine Reduktion folgt. Sobald das Minimum erreicht ist, tritt die zweite Breitenzunahme ein und gleichzeitig entsteht auch die Spalte.

5. Die Verschiebungen in der Spaltweite und der Breite der Schließzellen verlaufen im großen und ganzen parallel.

6. Die Kleinperioden sind aus stoßweise eintretenden Erweiterungen und darauffolgenden Kontraktionen oder Zusammenpressungen der Schließzellen aufgebaut.

(Typischer Verlauf Fig. 1c.) Ihre Natur wird durch folgende mehr oder weniger gut begründete Hypothese erklärt: Der stoßweise Verlauf der Erweiterungen hat in dem heterogenen Widerstand der Schließzellen und Nebenzellen seine Ursache. Jedes Moment dieses Widerstandes wirkt wie ein Sperrhaken, für dessen Fortdrängen ein gewisser Überdruck erforderlich ist. Sobald dieser erreicht ist und die Bewegung begonnen hat, wird sie eine Zeitlang mit abnehmendem Turgor fortgesetzt. Dabei saugen die Schließzellen aus den Nebenzellen eine Wassermenge ein, die größer ist als diejenige, die von den Nebenzellen aus den Epidermiszellen eingesaugt wird. Im nächsten Stadium — die Minuten unmittelbar nach dem Erweiterungsstoß — werden die Verhältnisse umgekehrt: Die Nebenzellen saugen mehr Wasser ein als an Schließzellen abgegeben wird. Sie erweitern sich dabei und pressen die Schließzellen zusammen.

7. Der periodische Verlauf der Öffnungsbewegungen erklärt die charakteristischen Verschiebungen des osmotischen Grenzwertes, die in einigen Serien festgestellt wurden. Gleichzeitig mit den Spaltmessungen wurde auch die Grenzkonzentration in diesen Fällen bestimmt.

Bei niedrigen Lichtstärken, z.B. 7,5%, zeigt die Grenzkonzentration der Schließzellen während der Öffnungsbewegungen keine Steigerung (Fig. 2). Eine solche tritt dagegen in höheren Lichtstärken — 16% und darüber — ein, und sie wird mit dem Zuwachs der Lichtstärke immer mehr erhöht (Fig. 3—5). (Vgl. auch die Übersicht S. 248.)

In sämtlichen Serien tritt eine plötzliche Senkung des osmotischen Grenzwertes der Schließzellen in dem Augenblicke ein, wo die Schließzellen sich voneinander trennen, also in dem Zeitpunkt, wenn der Turgordruck einen solchen Wert erreicht hat, daß die Nebenzellen verdrängt werden. Dabei erweitern sich die Schließzellen auf Kosten der Nebenzellen, die Spalte entsteht, Wasser wird hineingesaugt und der osmotische Wert der Schließzellen sinkt.

Der Augenblick, in dem die Spalte im Mikroskop zuerst beobachtet werden kann, wurde daher als Grenzmarke gewählt. Die Öffnungsbewegungen, die zwischen Exposition der Blätter und Bildung der Spalte stattfinden und die hauptsächlich in einer Ausspannung der Schließzellen bestehen, werden im folgenden als die „Spannungsphase" bezeichnet. Die „motorische Phase" bezeichnet dagegen die Bewegungen der Schließzellen vom Augenblicke der Spaltbildung bis zum Erreichen einer Spaltweite von 5 Mikrometerteilstrichen.

8. Fragestellung: Es wird durch die Untersuchung beabsichtigt, den quantitativen Zusammenhang zwischen Lichtmenge und Reaktionserfolg der Öffnungsbewegungen festzustellen. Der Vergleich gilt:

a) dem totalen Reaktionswert, d. h. dem Reaktionswert vom Augenblicke der Exposition bis zum Erreichen des Öffnungswertes 5 Mikrometerteilstriche;

b) der Spannungsphase;

c) der motorischen Phase.

Das Versuchsmaterial: Drei Kulturen von Vicia Faba wurden aufgezogen.

a) Eine Gewächshauskultur unter abgeschirmtem Licht — „die Schattenpflanzen".

b) Eine Gewächshauskultur ohne besondere Abschirmung des Lichtes — „die Lichtpflanzen des Gewächshauses".

c) Eine Freilandkultur — „die Freilandpflanzen".

Die Bestrahlung der Kulturen wird in Fig. 6 angegeben. Außerdem wurde eine ältere Gewächshauskultur verwendet, die unter denselben Lichtverhältnissen wie die obigen Lichtpflanzen des Gewächshauses aufgezogen war. Diese Pflanzen waren etwa 7 Wochen alt und werden hier „Ältere Lichtpflanzen des Gewächshauses" genannt.

9. Das Verhältnis zwischen Lichtmenge und den totalen Reaktionswerten wird in Fig. 7—8 gezeigt.

Bei den Schattenpflanzen wird das Öffnungsstadium 5 nach Bestrahlungszeiten erreicht, die im großen und ganzen umgekehrt proportional der Lichtstärke sind. Hier gilt wenigstens annäherungsweise die Produktregel $it = k$ (i = Lichtstärke; t = Beleuchtungszeit; k = Konstante). Diese Gesetzmäßigkeit wird mit steigendem ökologischen Lichtgenuß immer mehr verwischt. Bei den Freilandpflanzen kommt sie überhaupt nicht mehr zum Vorschein.

10. Das Verhältnis zwischen Lichtmenge und den beiden Phasen des Öffnungsverlaufs ist in Fig. 9—12 abgebildet. Die eingetragene Kurve ist nicht als Verbindungslinie der Werte, sondern als Kurve der Funktion $(i + x)(t + y) = k$ eingezeichnet. Vergleiche unten!

Das Durchführen der motorischen Phase eines gegebenen ökologischen Lichttypus verlangt eine konstante Lichtmenge. Das Durchführen der Spannungsphase scheint dagegen dieses quantitativen Zusammenhanges zu entbehren.

Durch diese Verteilung der Reaktion auf die beiden Phasen sind also die unregelmäßigen Momente von den regelmäßigen getrennt.

Beim Vergleich zwischen Lichtmenge und totalem Reaktionswert (§ 9) konnte eine Gesetzmäßigkeit nur in dem Maße hervortreten, als die regelmäßigen Zeitwerte der motorischen Phase über die unregelmäßigen der Spannungsphase dominierten. Demzufolge trat bei den am schwächsten bestrahlten Kulturen eine gewisse Regelmäßigkeit hervor, weil sie eine sehr kurzdauernde Spannungsphase haben. In den Freilandserien dagegen dominieren die Zeiten der Spannungsphase über die der motorischen Phase, so daß die Regelmäßigkeit der letzteren ganz verwischt wird.

11. Für den Zusammenhang zwischen der motorischen Phase und der Lichtmenge gilt die Produktregel: $(i+x)\ t+y) = k$.

Wie aus den Fig. 9—12 hervorgeht, haben **x**, **y** und **k** in den vier Kulturen folgende Werte:

Fig.	Kultur	Durchschnittl. Lichtgenuß der Kultur	Modifikation der Gleichung $it = k$
10	Schattenpflanzen	5,1 %	$(i+10)\ (t+1) = 1500$
9	Lichtpflanzen des Gewächshauses, ältere	18%	$it = 500$
11	Lichtpflanzen des Gewächshauses, jüngere	18%	$i\ (t-18) = 500$
12	Freilandpflanzen	48%	$(i-5)\ (t-38) = 500$

Mit wachsendem Sonnencharakter des Blattes wird also die Hyperbel im System derart verschoben, daß sowohl **i** als **t** wachsen.

Die Ursache dieser Verschiebungen ist wahrscheinlich in den anatomischen Umgestaltungen zu suchen, die als Folge des erhöhten Lichtgenusses eintreten. Je mehr Licht die Blätter während ihrer Entwicklung genießen, desto steifer und unbeweglicher sind die Gewebe ausgestaltet und einen desto größeren Energieverbrauch werden die Öffnungsbewegungen bedingen. Der nötige Mehrwert von Energie wird durch erhöhte Ansprüche an Lichtstärke und Induktionszeit verlangt.

12. Daß kein bestimmtes Verhältnis zwischen Spannungsphase und Lichtmenge zum Vorschein kommt, hat seinen Grund darin, daß die Kontraktionen der Schließzellen bei den Schließbewegungen in verschiedenen Blättern ver-

schieden weit getrieben werden. Sobald die Spalte geschlossen ist, geht die Wasserabgabe der Schließzellen noch eine längere oder kürzere Zeit weiter. Daraus folgt, daß die Schließzellen verschiedener Blätter Wassermengen verschiedener Größe einsaugen müssen, um das Stadium zu erreichen, wo ihr Turgordruck groß genug ist, um die Nebenzellen zu verdrängen. Bei einigen Blättern mit geschlossenen Spalten befindet sich der Turgordruck der Schließzellen gerade auf diesem Punkte. Bei ihnen werden die Spalten sofort nach der Exposition geöffnet, d. h. die Spannungsphase hat den Wert Null (Fig. 1 d). Es werden auch Fälle angetroffen, wo der Turgordruck nicht einmal auf diesen Wert reduziert ist. Dann bleiben die Spalten auch im Dunkeln offen.

13. Die Wirkung des Lichtes in diesen Prozessen kann nicht katalytischer oder auslösender Natur sein. Dagegen sprechen drei Tatsachen:

a) In den Öffnungsbewegungen kommt keine Nachwirkung des Lichtes vor. Die Schließbewegungen der Spaltöffnungen fangen sofort an, wenn die Blätter verdunkelt werden.

b) Die Turgorreaktionen sind unmittelbar umkehrbar.

c) Die Reaktionen folgen der Gleichung $\mathbf{it = k}$.

Da die Lichteinwirkung darin besteht, daß das System

$$\text{osmotisch unwirksame Substanz} \underset{\text{(Dunkel)}}{\overset{\text{(Licht)}}{\rightleftharpoons}} \text{osmotisch wirksame Substanz}$$

nach rechts verschoben wird, wodurch der osmotische Druck steigt, Wasser eingesaugt wird und die Schließzellen Biegungsbewegungen durchführen, so ist der festgestellte Zusammenhang zwischen diesen Bewegungen und der Lichtmenge wahrscheinlich eine Folge eines gleichartigen Zusammenhanges zwischen der Lichtmenge und jenen chemischen Umsetzungen. Dann würden also diese Umsetzungen der Bunsen-Roscoeschen Formel $\mathbf{it = k}$ für photochemische Reaktionen folgen.

Da das neue Gleichgewicht, das eine Lichtzufuhr in obigem System hervorruft, nur so lange fortdauert, als Energie zugeführt wird, muß dieses Reaktionssystem zu denjenigen photochemischen Reaktionen gerechnet werden, die Lichtenergie aufspeichern und in chemische Energie umwandeln.

Wenn das Licht die Quelle der chemischen Energie dieser Reaktionen ist, dann spielt es seine Rolle nicht als eine auslösende, sondern als die reaktionstreibende Kraft des Systems.

14. Versuchsobjekt II: Nadeln von Picea excelsa. Die Spaltstellung wurde durch Infiltration bestimmt. Wegen der großen Geschwindigkeit dieser Öffnungsbewegungen war es unmöglich, hier zwischen einer Spannungsphase und einer motorischen Phase zu unterscheiden. Statt dessen wurde der Zusammenhang zwischen Lichtmenge und einem Öffnungsstadium festgestellt, das etwa die Hälfte des maximalen Tageswertes bildet.

Auch bei Picea excelsa verlaufen die Öffnungsbewegungen nach der Formel $(i+x)(t+y)=k$.

Die Öffnungsbewegungen sind hier von einer Geschwindigkeit, die etwa 60mal größer ist als diejenige bei Vicia Faba. Voraussetzung: Blätter und Nadeln mit Wasser gesättigt.

So große Verschiedenheiten der Reaktionsfähigkeit des stomatären Mechanismus müssen von ökologischer Bedeutung sein, ganz gleich, ob es gilt, kürzere Lichtperioden im Dienste der Assimilation auszunützen oder eine Transpirationssteigerung zu hemmen und zu regulieren.

Die Untersuchung wurde im Sommer 1926 auf der Ökologischen Station von Hallands Väderö, Schweden, ausgeführt. Die Kosten sind größtenteils aus Fonden för skogsvetenskaplig forskning (Fond für forstwissenschaftliche Forschungen), Stockholm, gedeckt worden.

Literatur.

Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. 1915, Bd. 12.

Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Rec. trav. bot. néerl. 1909, Bd. 5.

Brauner, Leo, Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jahrb. f. wiss. Bot. 1925, Bd. 64.

Burckhardt, Hans, Untersuchungen über die Gültigkeit des Reizmengengesetzes für die Lichtkrümmung der Avenakoleoptile. Zeitschr. f. Bot. 1926, Bd. 18.

Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien 1908 u. 1909, Math.-nat. Kl. 1, Bd. 117 u. 118.

Linsbauer, K., Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora 1917, Bd. 109.

Lundegårdh, Henrik, Über Beziehungen zwischen Reizgröße und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über den Autotropismus. Bot. Not. Lund 1918.

— Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus. Arkiv för Botanik 1922, Bd. 18. Stockholm.

Nicolić, Mato, Über die Beziehung der Stomatärbewegung zur Lichtintensität. Beitr. z. Bot. Zentralbl. 1925, Bd. 41.

Oehlkers, Friedrich, Phototropische Untersuchungen an Phycomyces nitens. Zeitschr. f. Bot. 1926, Bd. 19.

Stålfelt, M. G., Untersuchungen zur Ökologie der Kohlensäureassimilation der Nadelbäume. Medd. fr. Stat. Skogsförsöksanst. Stockholm 1924, H. 21.

— Die Abhängigkeit der stomatären Diffusionskapazität von der Exposition der Objekte. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 1926, Ser. III, Bd. 2.

Strugger, Siegfried und Weber, Friedl, Stärkeabbau in Mesophyll- und Schließzellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1925, Bd. 43.

— Zur Physiologie der Stomata-Nebenzellen. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. 44.

Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, Bd. 48.

Zollikofer, Clara, Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Rec. trav. bot. nèerl. 1922, Bd. 18.

Die Kohlensäureassimilation der Zuckerrübe.

[Aus der ökologischen Station der Hallands Väderö in Schweden.]

Von **H. Lundegårdh**
(Stockholm-Experimentalfältet).

Mit 10 Abbildungen im Text.

1. Methodisches.

In einer früheren Arbeit (7) wurde die Abhängigkeit der Kohlensäureassimilation von den drei fundamentalen Faktoren Lichtintensität, Temperatur und Kohlensäurekonzentration ermittelt. Die Faktoren wurden unabhängig voneinander variiert. In betreff der Lichtintensität und der Kohlensäurekonzentration bestätigten sich frühere Ergebnisse vom Verfasser (4), Harder (3) u. a., die in dem Relativitätsgesetz der Assimilation einen kurzen Ausdruck finden (6):

Die relative Wirkung eines Faktors nimmt mit seiner absoluten Intensität und zwar vielfach nach einer logarithmischen Kurve ab.

Dies bedeutet mit anderen Worten, daß auch, wenn ein Faktor im Minimumgebiet ist, die Assimilationsintensität doch erhöht wird, wenn ein anderer Faktor, der nicht so stark im Minimum ist, gesteigert wird. Die Assimilation eines Blattes wird z. B. im Schattenlicht erhöht, wenn die Kohlensäurekonzentration über den Normalgehalt der Luft steigt. Umgekehrt wirkt eine Lichtsteigerung erhöhend auf die Assimilationsintensität, falls die normale Kohlensäurekonzentration sich noch ganz im Minimumgebiet befindet. Diese Tatsachen, die durch zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahre erhärtet wurden (siehe 6 und 7; hier weitere Literatur), werfen ein neues Licht auf viele ökologische Erscheinungen, denen man früher, als noch das Minimumgesetz Liebigs, bezw. Blackmans bestand, unverstehend gegenüberstand.

Ganz neuartig erwies sich der Einfluß des Temperaturfaktors. Frühere Untersuchungen anderer Forscher (siehe die Literaturübersicht in 7) ergaben recht regelmäßig ansteigende Temperaturkurven. Meine Ergebnisse an Blättern von Kartoffel und Tomate ergaben aber einen charakteristischen periodischen Verlauf der Temperaturkurve. Ferner zeigte sich eine gesetzmäßige Beziehung der Temperaturkurve zu den

zwei anderen Faktoren, Licht und Kohlensäure, die kurz in folgender Weise charakterisiert werden kann:

Es gibt kein fixes Optimum der Temperaturabhängigkeit der Assimilation, sondern die Lage des Optimums ändert sich mit der Intensität des Lichts und des Kohlensäurefaktors derart, daß allgemein das Optimum auf niedrigere Temperaturen geschoben wird, wenn die anderen Faktoren eine Schwächung erfahren.

Bei den Kartoffelblättern zeigten sich drei gut charakterisierte Optimumpunkte bei etwa 10°, 20° und 30°. Das hohe Optimum wird erst bei hoher Kohlensäurekonzentration und vollem Sonnenlicht erreicht, das mittlere Optimum wurde als Normaloptimum charakterisiert, weil es bei normaler Kohlensäurekonzentration der Luft und voller Sonne auftritt, während das niedrige Optimum für Schattenlicht und sehr niedrige Kohlensäurekonzentration auszeichnend sein dürfte. Es wurde auch in der ersten Arbeit betont, daß diese Relativität des Optimums wahrscheinlich eine für die Kohlensäureassimilation allgemein gültige Erscheinung sei, obwohl die jeweilige Lage der Optimas von Fall zu Fall verschieden sein könnte. Auf die ökologische Seite des Problems wurde in der Arbeit Klima und Boden (S. 103 ff.) hingewiesen.

Für die fortgesetzten Untersuchungen wurden die Blätter der Zuckerrübe gewählt, zunächst aus dem Grunde, daß diese Pflanze gleichzeitig Gegenstand ausgedehnter Feldversuche und Gewächshausversuche war.

Das Material für die Assimilationsversuche wurde von dem Gewächshaus genommen. Leider variiert die Rübe sehr stark hinsichtlich Form, Dicke und Chlorophyllgehalt der Blätter, was namentlich bei Berechnung der Assimilation auf Einheit Blattfläche störend empfunden wird. Johansson (2) meint besser übereinstimmende Werte zu bekommen, wenn er die Assimilation auf Frischgewicht statt auf Fläche bezieht. Leider gestattet die Gewichtsmethode nicht den Vergleich gleich bestrahlter Flächen. Ich habe es deshalb vorgezogen, die Werte auf Fläche zu beziehen, dies um so mehr, als bei hoher Lichtintensität während des Versuches das Blatt immer einen Wasserverlust erleidet, der bei Gewichtsangabe zu stark zur Geltung kommt*).

25 qcm Rübenblatt wiegen durchschnittlich 1,04 g. Die Blätter sind recht sukkulent und zeigen auch betreffs des Verhaltens der Stomata gewisse xerische Eigenschaften. Auch bei recht starkem Wasserverlust verschließen sich nämlich die Spalten nicht im Lauf des

*) Das Blatt kann ja nur nach dem Versuch gewogen werden.

höchstens 15 Minuten dauernden Versuches. Da die Öffnungsweite der Stomata immer einen Einfluß auf die Assimilationsintensität hat [siehe Stålfelt (1), Lundegårdh (7), Johansson (2)], so bietet also die Sukkulenz der Blätter gewisse Vorteile.

Die Auswahl der Blätter für die Versuche und die Vorbehandlung wurde unter Beachtung aller Vorsichtsmaßregeln, die in früheren Abhandlungen angegeben wurden, vorgenommen. Da die Rübenblätter viel zu groß sind, um in eine gewöhnliche Assimilationsküvette von 50 ccm Volumen Raum zu finden, so wurde für jeden Versuch mit Hilfe einer Matrize und einer scharfen Schere um die Mittelrippe ein Stück von genau 25 bzw. 12,5 qcm Größe herausgeschnitten. Von der Rippe wurde ein etwa 5 mm langes Stück freigelassen, das in einen auf dem Boden der Küvette befindlichen Wassertropfen eintauchte. Sogleich nach Beendigung des Versuches wurde die Fläche kontrolliert und der Öffnungszustand der Stomata (mittels Infiltration) bestimmt. Die Flächenverkleinerung ging im Sonnenlicht häufig auf 5—10%, da ich aber keinen bemerkenswerten Einfluß dieser Schrumpfung auf die gemessene Assimilationsintensität finden konnte, wurde die Volumenänderung nicht mit in die Protokolle aufgenommen.

Über die Methodik der Assimilationsbestimmung wurde schon in der früheren Arbeit das Nötige mitgeteilt. Für den Normalgehalt der Luft an Kohlensäure wurde also strömende Luft und der „Glockenapparat" benutzt. Für höheren Kohlensäuregehalt wurden die Bestimmungen mittels des neuen volumetrischen Apparates ausgeführt (siehe Lundegårdh, 6). Wie früher wurde immer auf möglichst kurze Assimilationszeit eingestellt, die mittels einer elektrischen Stoppuhr abgemessen wurde. Auf der einen Säule des „Glockenapparates" war eine Kontaktvorrichtung angebracht, die in dem Augenblick, als die Glocke ihre höchste Lage erreichte, einen Strom durch den Stoppmagneten der Uhr sendete.

Um bei dem höheren Kohlensäuregehalt die Versuchsdauer möglichst kurz zu nehmen und zugleich strömende Luft zu benutzen — was die Exaktheit der Bestimmungen erhöht —, wurde die folgende Vorrichtung benutzt (siehe Fig. 1).

Die geeignete Luftmischung war in einer Gasglocke A über Glyzerin aufbewahrt. Diese Mischung wurde für jede Serie neu hergestellt aus Luft und einer Mischung von Luft und 7% Kohlensäure. In den hier geschilderten Versuchen betrug die Versuchskonzentration 0,84 Vol.-Prozent. Der Inhalt des Gasometers wurde auf der Skala B abgelesen.

Die Luftmischung geht in die Assimilationsküvette C (die hier ohne das Kühlbad abgebildet ist) und von hier zu dem Rezipienten D, eine Glasbirne von 195,7 ccm Inhalt. Diese ist mit Glyzerin gefüllt und steht mittels eines Schlauches in Verbindung mit einer zweiten Birne E. Wenn in dem Ableitungsrohr von E gesaugt wird, so entleert sich D und die Gasometerluft wird durch die Küvette gezogen. Die 195,7 ccm liefen in etwas mehr als einer Minute durch. Vor dem Versuch wurde natürlich C mit der Gasometerluft gefüllt. — Die in D eingeschlossene Versuchsluft wurde dann in dem neuen volumetrischen Apparat (siehe 7) analysiert.

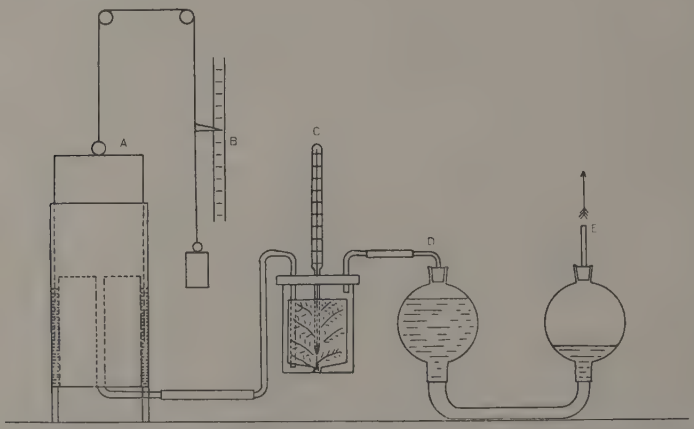


Fig. 1. Versuchsanordnung bei Assimilation unter erhöhtem CO_2-Partialdruck. Schematisch.

Die hier dargestellte Methodik der Assimilationsbestimmung bei hohem Kohlensäuregehalt bedeutet einen entschiedenen Fortschritt gegenüber der früheren Methode (7), wo erstens mit ruhender Luft und zweitens mit so kleinem Volumen wie dem Küvetteninhalt gearbeitet wurde. Das Volumen der Birne D genügt für 4—6 Parallelanalysen.

Von den Lichtquellen gilt dasselbe wie in der früheren Abhandlung. Es wurde also teils mit dem direkten Sonnenlicht, teils mit Azetylenlicht gearbeitet.

Fehlergrenzen. Bei der großen Genauigkeit der Analyse mittels Glockenapparate (siehe 5) ist es möglich, auch sehr kleine Differenzen der Assimilationsintensität zu bestimmen. Der volumetrische Apparat gestattet nicht diese größte Genauigkeit, da aber hier Parallelbestimmungen aus einer Probe ausgeführt werden können, wird der Fehler trotzdem auf wenige Prozent eingeschränkt. Auch die Zeit-

bestimmung wird bei der automatischen Zeitfeststellung (siehe S. 275) möglichst genau und bildet übrigens einen ziemlich konstanten Fehlerfaktor.

Die methodischen Fehler fallen jedenfalls weit unter der Grenze der Variation des Materials, die man auch bei sorgfältiger Auswahl und Vorbehandlung der Blätter nicht beseitigen kann. Hierher gehört auch die Schwierigkeit der ganz genauen Flächenberechnung eines Blattes oder Blattstückes, das niemals ganz eben ist. Die Stomata bedeuten im Vergleich hierzu weniger, weil nur solche Blätter benutzt werden, deren Stomata bei Beginn des Versuches ganz offen sind. Falls die Stomata nach dem Versuch eine etwas geringere Weite haben, scheint weniger zu bedeuten (vgl. die Protokolle)*).

Tabelle I. Beleuchtung: Volles Sonnenlicht im August.

Zeit	Badtemperatur	Küvettentemperatur	Differenz	Anmerkungen
2^{13} p. m.	15,5	15,8	0,3	Ruhende Luft
2^{18} „	16,0	17,3	1,3	„ „
2^{22} „	16,4	16,8	0,4	„ „
2^{27}	17,0	18,8	1,8	
2^{30}	18,5	20,3	1,8	
2^{33}	19,0	21,6	2,6	
2^{36}	20,3	22,8	1,5	Langsam strömende Luft
2^{41}	21,0	23,4	2,4	„ „ „
2^{44}	21,5	23,2	1,7	Schneller**) strömende Luft
2^{46}	22,0	23,3	1,3	
			M: 1,5	

Die Temperaturablesung erfolgte in den in dieser Abhandlung geschilderten Versuchen an einem in dem Kühlbad befindlichen, in Zehntel Grad geteiltem Thermometer. Bei Azetylenbeleuchtung unterscheidet sich die Temperatur der Assimilationsküvette nicht merklich von der Badtemperatur. Bei vollem Sonnenlicht steigt dagegen die Blattemperatur etwas über die Temperatur des Kühlbades. Kontrollbestimmungen wurden in der Weise ausgeführt, daß ein sehr kleines Thermometer in die Küvette, in Berührung mit dem Blatte, eingehängt wurde. In vorstehender Tabelle I sind die beobachteten Temperaturwerte angegeben.

*) Aus den Protokollen ersieht man ferner, daß eine beginnende Verschließung der Stomata nur bei der schwachen Beleuchtung ($^1/_{25}$) stattfindet. Auch scheint die Verschlußbewegung vorwiegend in einem mittleren Temperaturgebiet aufzutreten. Bei den hohen Temperaturen stehen die Stomata immer ganz offen, was auch gegen die Annahmen Johanssons (2, S. 200) angeführt werden soll.

**) = einer Versuchszeit von 8 Minuten mit dem Glockenapparat entsprechend.

Die Innentemperatur der Assimilationsküvette war also im Mittel 1,5° höher als die Badtemperatur. Die recht großen Schwankungen hängen mit den Schwankungen der Lichtintensität zusammen. Auch der kleinste Schleier vor der Sonne wird gleich von einer Senkung der Innentemperatur im Vergleich zur Badtemperatur gefolgt. Ob die Luft ruht oder strömt, scheint dagegen weniger zu bedeuten.

Für die genaue Berechnung der Temperaturkurven sollte natürlich die höhere Innentemperatur mit in Rechnung gezogen werden. In der vorliegenden Abhandlung ist dies aber unterlassen, weil die Schwankungen der Differenzen doch kaum die Verwendung eines Mittelwertes zulassen. In unseren neuen Versuchen wird auch die Innentemperatur der Assimilationsküvette an einem Spezialthermometer für jeden Versuch abgelesen (vgl. Fig. 1 C).

Um die oben geschilderten unvermeidlichen Fehler zu eliminieren, wurden immer zwei oder mehr Parallelbestimmungen gemacht, aus denen die in den Tabellen angegebenen Mittelwerte berechnet sind. Die mittlere Abweichung der Parallelversuche betrug in Tabelle II *) 0,663 mg CO_2 1 Std. 50 qcm Blattfläche, und in Tabelle III *) 0,360 mg. Da in der ersten Versuchsserie die Assimilationswerte zwischen etwa 3,0 und 10,0 mg liegen, so beträgt die M(d) etwa 20 bis 6%, wobei die Mehrzahl der Werte zwischen 10 und 6% vom Mittel abweichen. In Tabelle III betragen die Schwankungen 10 bis 14%. Die Streuung der Werte ist größer als bei den Versuchen mit Kartoffelblättern (7), was sicherlich auf individuelle Variation im Material beruht. Immerhin sind die totalen Versuchsfehler nicht größer, als daß man den Verlauf der Kurve recht genau feststellen kann.

2. Ergebnisse.

Es wurden die folgenden 4 Serien gemacht:

1. Volles Sonnenlicht und normaler Kohlensäurefaktor (0,03 Vol.-Prozent).
2. Etwa $^1/_{25}$ Licht und normaler Kohlensäurefaktor.
3. Volles Sonnenlicht und 0,84 Vol.-Prozent Kohlensäure.
4. Etwa $^1/_{25}$ Licht und 0,84 Vol.-Prozent Kohlensäure.

Die Ergebnisse sind teils in den Tabellen II bis V im Anhang und teils in den Figuren 2 bis 4 dargestellt**). Eine Zusammenstellung sämtlicher Kurven findet man in Fig. 5.

*) Siehe Anhang, S. 297.

**) Die größeren Kreise der Diagramme bedeuten Mittelwerte aus Parallelversuchen, die kleineren Kreise, bzw. Kreuze, sind Einzelwerte.

Die Ergebnisse decken sich in der Hauptsache mit den früher an Kartoffelblättern gewonnenen. Die Verschiebung des Optimums mit der Intensität des Lichts und des Kohlensäurefaktors ist ganz deutlich. Bei Minimumbedingungen in bezug auf Licht und Kohlensäure befindet sich das Hauptoptimum bei 10—11°, bei vollem Sonnenlicht und normalem Kohlensäuregehalt der Luft liegt das Hauptoptimum

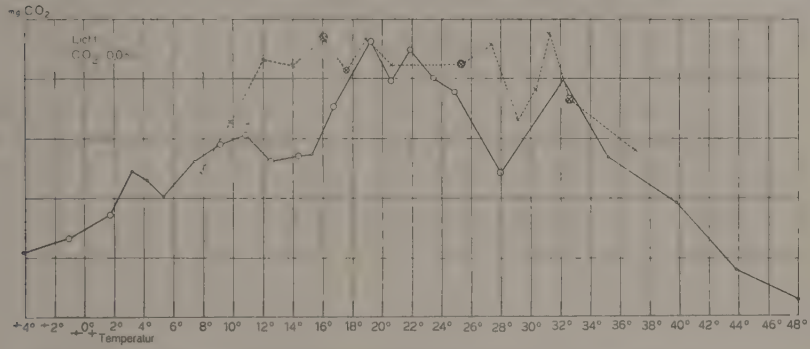


Fig. 2. Assimilation bei Licht $^1/_1$ und CO_2 0,03 %. Siehe Tab. II, S. 297.

bei etwa 19° (über das Verhalten älterer Blätter siehe unten), und bei Maximumbedingungen in bezug auf Licht und Kohlensäure erhöht sich das Hauptoptimum auf etwa 35—36°. Übereinstimmend mit dem Verhalten der Kartoffelblätter zeigte es sich auch, daß, wenn das Licht im Minimum, der Kohlensäurefaktor dagegen im Maximum ist, das Hauptoptimum relativ hoch liegt, in diesem Fall bei etwa 34°.

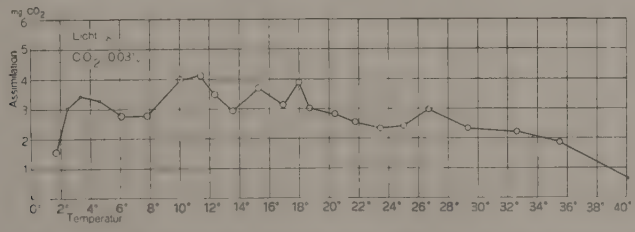


Fig. 3. Assimilation bei Licht $^1/_{25}$ und CO_2 0,03 %. Siehe Tab. III, S. 298.

Bei Detailuntersuchung der Kurven fällt der im Vergleich zu den Kartoffelkurven bedeutend „unregelmäßigere" Verlauf in die Augen. Das Wichtige ist aber, daß diese „Unregelmäßigkeiten" größtenteils nicht als „zufällige" bezeichnet werden können. Die meisten Erhebungen und Senkungen der Kurven kehren in den anderen Serien wieder, sind also zweifellos charakteristisch für die Temperaturabhängigkeit der

Assimilation. Vergleichen wir zuerst die Kurven 2—5 (ich verweise hier auf das Übersichtsdiagramm in Fig. 5), so zeigen sie einen ersten Wellengipfel bei etwa 3—4°. Die Assimilation ist bei dieser niedrigen Temperatur auffallend stark, besonders unter Minimumbedingungen des Lichts (2 und 4). Kurve 4 im Vergleich zu Kurve 3 (= die Normalkurve der Sonnenblätter) lehrt, daß der Kohlensäurefaktor bei niedriger Temperatur eine sehr gute Kompensation für Lichtmangel bietet.

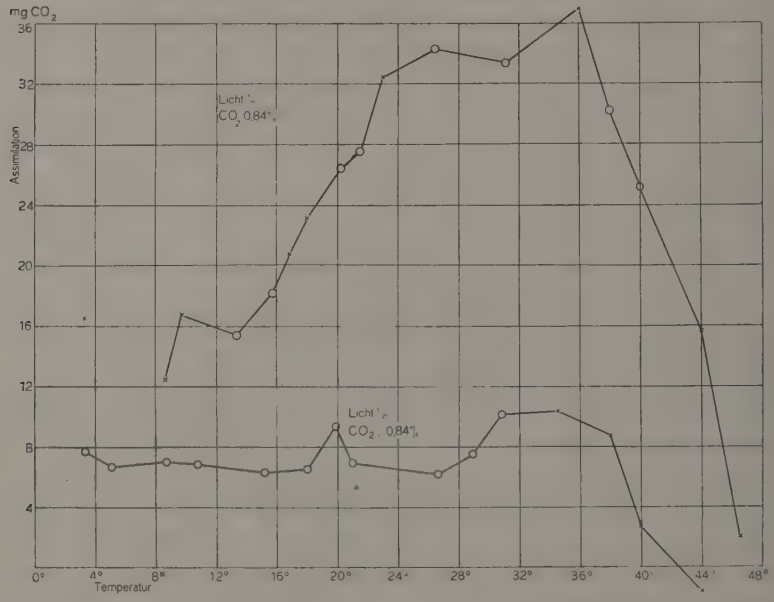


Fig. 4. Assimilation bei Licht $^1/_1$ bzw. $^1/_{25}$ und 0,84 % CO_2. Siehe Tab. IV u. V, S. 298 f.

Der zweite Wellengipfel bei 10—12° tritt ganz scharf in Kurve 2 und 5 hervor, ist aber auch als Knick deutlich in den beiden anderen Kurven zu sehen.

Der dritte Wellengipfel bei 19—20° ist scharf in Kurve 3 und 4, weniger deutlich in 2 und tritt in Kurve 5 als Ausbuchtung hervor.

Der vierte Wellengipfel bei etwa 27° tritt am besten in Kurven 2 und 5 hervor, in Kurve 3 erblickt man hier einen Knick.

Ein fünfter Gipfel ist bei 31° in Kurve 3 zu sehen. Die anderen Kurven zeigen hier nur Richtungsänderung. Anscheinend haben wir hier ein ausgedehnteres Optimumgebiet, zwischen etwa 31 und 37°, das in sämtlichen Kurven gespürt werden kann, in 2 allerdings nur als Knickpunkt.

Bei dem Vergleich von Assimilationsversuchen ist es von Gewicht, das Alter des Blattes zu kennen. Wie empfindlich in der Tat der Assimilationsmechanismus ist, geht aus den in Tabelle II und Fig. 2 dargestellten Versuchen hervor. Diese Versuche wurden in zwei Perioden, teils Ende Juli—Anfang August, teils Ende August—Anfang September ausgeführt. Es handelt sich also um eine Altersdifferenz der Blätter von drei bis vier Wochen. Den Einfluß dieser Differenz auf die Assimilation ersieht man aus Fig. 2, wo die von den jüngeren Blättern ermittelte Kurve ganz ausgezogen ist. Die beiden Kurven stimmen gut überein, was den Verlauf der Temperaturperioden anbetrifft, haben aber von ca. 9° bis ca. 18° und von ca. 23° bis ca. 32° eine verschiedene Höhe. Die älteren Blätter zeigen in diesen Temperaturperioden, namentlich in der ersten, eine stärkere Assimilation. Die älteren Blätter geben demnach ein sehr ausgedehntes und flach verlaufendes Optimumgebiet, von ca. 12° bis ca. 31°.

Diese Ergebnisse lehren, wie vorsichtig man vorgehen muß bei der ökologischen Auswertung von den Assimilationskurven. Andererseits wird offenbar die Periodizität der Temperaturwirkung nicht durch das Alter des Blattes nennenswert verändert. Diese Tatsache erscheint uns wichtig.

Zusammenfassend ist folgendes zu sagen:

1. Die Temperaturabhängigkeit der Assimilation läßt sich nur durch eine mehrgipfelige Kurve darstellen. Von den Gipfeln tritt im allgemeinen einer als Hauptoptimum hervor.

2. Die übrigen Faktoren, Licht und Kohlensäure, interferieren derart mit der Temperaturabhängigkeit, daß teils die Höhe der Kurven mit der Intensität des Lichts und der Konzentration der Kohlensäure steigt, teils diese Faktoren auch bestimmen, welcher von den „Gipfeln" der Kurve als Hauptoptimum hervortritt, und zwar nach der Regel, daß das Hauptoptimum eine um so höhere Temperaturlage hat, je mehr im Maximum die Faktoren wirken.

Diese Sätze gelten auch für die Kartoffelblätter. Die nachfolgenden Abhandlungen von Dr. Stocker und Prof. Walther geben noch weitere Beispiele auf den periodischen Verlauf der Temperaturkurve, die somit eine ausgedehnte Gültigkeit haben dürfte. Auch Dr. Johansson (2) hat ähnliche Sachen bei einigen Farnen gefunden. Das „Normaloptimum" ist hier sehr niedrig, etwa 15°, während bei Maximalbedingungen das Optimum bei etwa 30° liegt. Die Bestimmungen Johanssons über die Temperaturabhängigkeit der Assimilation der Zuckerrübe sind dagegen nicht zahlreich genug, um eine Vorstellung von dem wirklichen Verlauf der Kurve zu gewinnen. Wenn Johansson ein ausgesprochenes Normal-

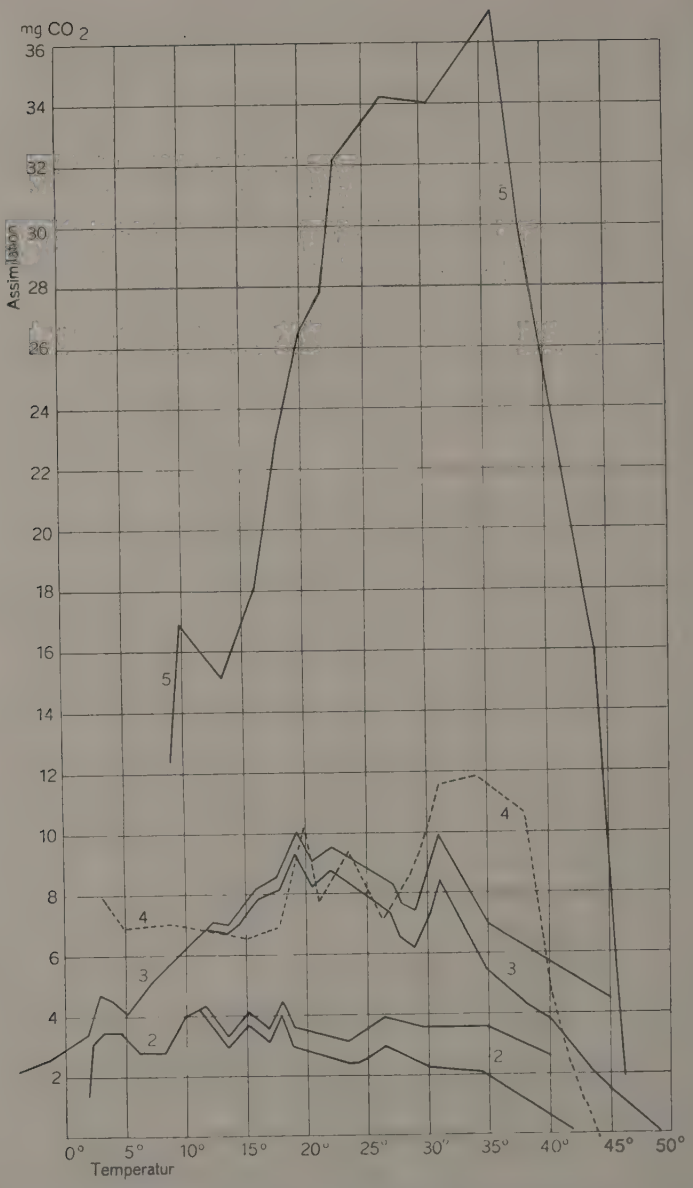


Fig. 5. Zusammenstellung der Temperaturkurven der Assimilation bei verschiedener Lichtintensität und CO_2-Konzentration. Material: Zuckerrüben. Bei den Kurven 2 und 3 sind die unteren „ökologische Kurven", die oberen reine Assimilationskurven (also Assimilation minus Atmung).

optimum bei etwa 32° angibt, so ist dies sicher nicht richtig. Die Kurve (Fig. 2) zeigt zwar ein sehr flaches Optimum mit mehreren Gipfeln. Aber es wird bei 32° nicht stärker als bei 19° assimiliert. Die von Johansson näher studierte, an sich sehr interessante Interferenz der Spaltöffnungsbewegungen mit den Assimilationskurven kann auch nicht als Erklärung der von uns aufgefundenen Verschiebung des Temperaturoptimums mit Licht- und Kohlensäurekonzentration herangezogen werden. Unsere Kurven wurden ja immer bei voller Öffnung der Stomata ermittelt und außerdem in so kurzdauernden Versuchen, daß die Stomata überhaupt nicht merklich reagieren. Bei der von Johansson benutzten Methode (Assimilationskammer von 3 l Inhalt bei ruhender Luft, vgl. Lundegårdh, 4) spielt anscheinend die thermisch induzierte Verschließung der Stomata mit hinein, da diese aber nach Johansson (2, S. 200) erst über 25—30° bedeutend wird und das Normaloptimum der Farne bei etwa 15° liegt, so kann offenbar auch bei seiner Versuchsanordnung das Optimum der Temperaturkurven nicht auf Spaltöffnungsverschluß zurückgeführt werden.

3. Theoretische Folgerungen.

In der vorhergehenden Mitteilung (7, S. 223 ff.) wurden einige Folgerungen von allgemeinem Interesse für die Theorie der Assimilation hervorgehoben. Die Vorstellungen über den Verlauf der Temperaturabhängigkeit, die auf frühere Versuche von Blackman und Matthaei und von O. Warburg zurückgehen, erwiesen sich als ungenügend. In Anknüpfung an die Theorie Willstätters über den chemischen Verlauf der Assimilation wurden die folgenden Sätze entwickelt, die wir hier unter Hinweis auf die neuen Ergebnisse noch weiter stützen können:

1. Am mittleren Optimum setzen Vorgänge ein, die die Lichtausnützung erhöhen. Es wurde in der früheren Mitteilung erwähnt, daß auch, wenn der Lichtfaktor im Minimum ist, ein deutliches Optimum entsteht, ferner das Q_{10} hier bedeutend höher als für rein chemische Vorgänge ist. Ich äußerte die Vermutung, daß am mittleren Optimum die Bildung eines Assimilationsenzyms, das die Ausnützung der Lichtenergie vermittelt, beschleunigt wird.

Eine klare Vorstellung von der Temperaturabhängigkeit der Lichtausnützung bekommt man aus den Tabellen IX und X, wo der Quotient $\frac{\text{Assimilation Licht } {}^1/_1}{\text{Assimilation Licht } {}^1/_{25}}$ für Kartoffeln (7) und Zuckerrüben berechnet ist. In den Figuren 7 und 8 sind die betreffenden Quotienten als Kurven dargestellt. Bei der Berechnung dieser Ausnützungsquotienten für

Licht und Kohlensäure wurden die graphisch ermittelten Mittelwerte von Temperaturintervallen von 5° zugrunde gelegt. Die entsprechenden Durchschnittskurven, wo also die kleineren Schwankungen der Tempe-

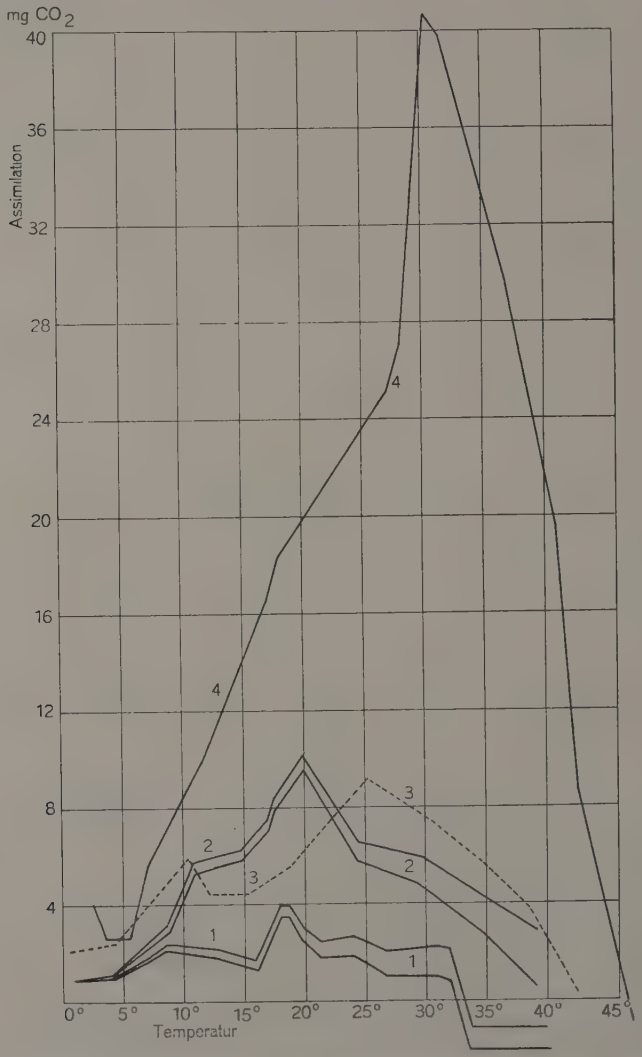


Fig. 6. Zusammenstellung der Temperaturkurven der Assimilation bei verschiedener Lichtintensität und CO_2-Konzentration. Material: Kartoffeln. 1. bei $^1/_{25}$ Licht und 0,03 % CO_2, 2. bei $^1/_1$ Licht und 0,03 % CO_2, 3. bei $^1/_{25}$ Licht und 1,22 % CO_2, 4. bei $^1/_1$ Licht und 1,22 % CO_2.
Bei den Kurven 1 und 2 ist sowohl die „ökologische" wie die „reine" Assimilationskurve dargestellt.

raturabhängigkeit eliminiert sind, findet man in den oberen Kurvensystemen der Fig. 7 und 8, worüber später gesprochen wird.

Die Lichtausnützungskurven in Fig. 7 und 8 zeigen einen ähnlichen Verlauf. Die Kurve steigt mit der Temperatur bis zu einem schwachen Optimum, das für Kartoffeln im Intervall 15—20°, für Zuckerrüben im Intervall 20—25° liegt. Dann bleibt die Kurve annähernd konstant bis 25° für Kartoffeln und 35—40° für Rüben. Die darauffolgende starke Steigerung der Kurven wollen wir vorläufig außer acht lassen, weil sie innerhalb eines hohen und etwas unsicheren Temperaturgebietes fällt.

2. Während die Lichtausnützung in einem mittleren Temperaturgebiet (15–20°) am größten ist, gilt für die Kohlensäureausnützung, daß sie bis 15–20° niedrig bleibt, um dann rasch anzusteigen. Im Gebiet des hohen Optimums (30–35°) ist die Kohlensäureausnützung sehr stark. Dieses geht ebenfalls klar aus den Kurven in Fig. 7 u. 8 hervor. In der früheren Mitteilung habe ich die Sache so ausgedrückt: Es scheinen bei dem hohen Optimum Teilprozesse begünstigt zu werden, die nicht direkt vom Licht abhängig sind (7, S. 225). Diese „Dunkelreaktion" könnte die CO_2-Bindung des Chlorophylls sein, im Anschluß an Willstätters Theorie.

3. Die experimentellen Tatsachen ermöglichen also die Trennung von einer „Lichtreaktion", die bis zu 15—20° ansteigt, um sich dann während eines Temperaturintervalles von 10—15° ziemlich konstant zu halten, und einer „Dunkelreaktion", die von etwa 0—20° ziemlich konstant geht, um bei höherer Temperatur rasch beschleunigt zu werden. Außerdem zeigen die Ergebnisse, daß eine dritte Reaktion mit im Spiele ist, die unabhängig von dem Licht mit steigender Temperatur eine zuerst langsame, dann immer raschere Hemmung des ganzen Assimilationsvorganges bewirkt. Eine solche mit der Temperatur steigende Reaktionshemmung tritt ja bei jedem physiologischen Vorgang (und z. B. auch bei enzymatischen Prozessen) hervor und wird als Ursache des Entstehens eines Temperaturoptimums aufgefaßt.

Tabelle IX. Temperaturabhängigkeit der relativen Ausnützung des Lichts und der Kohlensäure bei Kartoffelblättern.

	Temperatur-intervalle	5—10°	10—15°	15—20°	20—25°	25—30°	30—35°	35—40°
$\frac{\text{Licht } 1/1}{\text{Licht } 1/25}$	bei 0,03 CO_2	1,5	2,8	2,8	3,2	2,9	(4,6)	
„	bei 1,22 CO_2	1,3	2,2	3,3	2,9	3,2	5,6	6,4
„	Mittel	1,4	2,5	3,0	3,1	3,1	5,1	—
$\frac{CO_2\ 1{,}22}{CO_2\ 0{,}03}$	bei Licht 1/25	2,2	2,4	1,8	2,9	4,0	(6,5)	—
„	bei Licht 1/1	2,0	1,9	2,1	2,6	4,4	7,9	8,6
„	Mittel	2,1	2,2	1,9	2,7	4,2	7,2	—

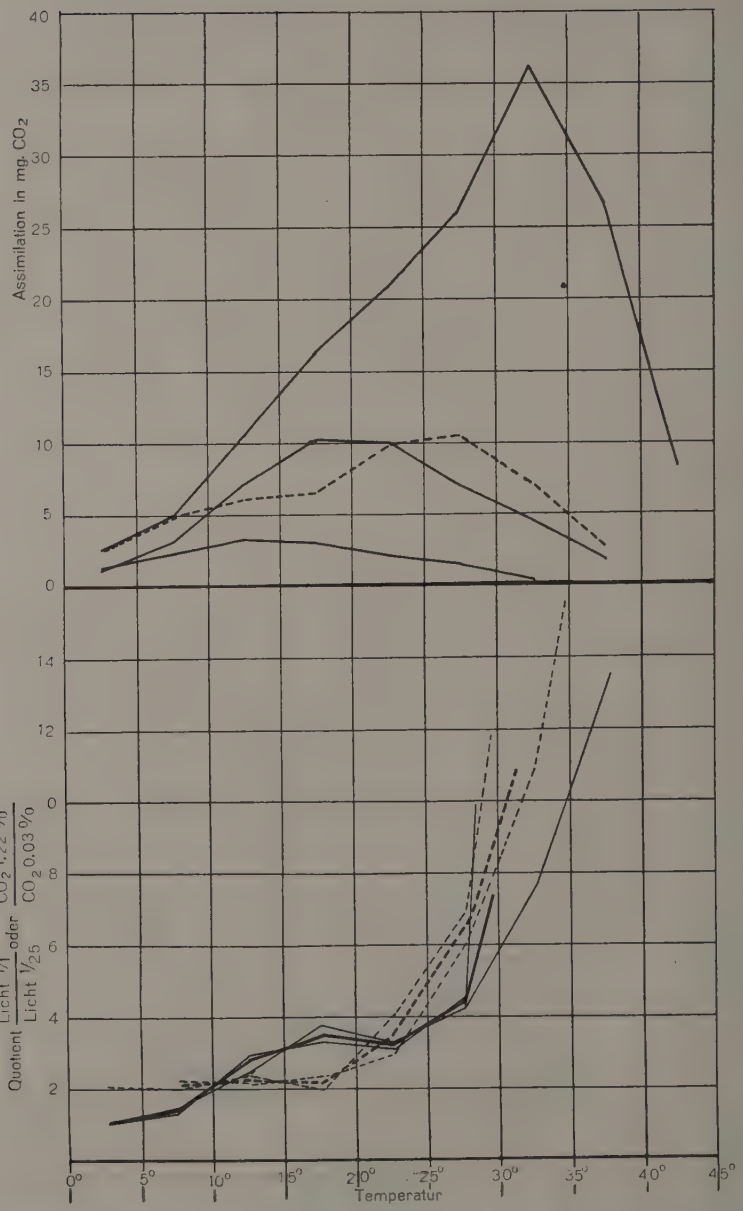


Fig. 7. Oberes Kurvensystem: Die Temperaturabhängigkeit der Assimilation der Kartoffelblätter, dargestellt nach Mittelwerten für 5° Intervalle. Die untere Kurve entspricht $^1/_{25}$ Licht und 0,03% CO_2. Die mittlere ausgezogene Kurve entspricht $^1/_1$ Licht und 0,03% CO_2. Die gebrochene Kurve $^1/_{25}$ Licht und 1,22% CO_2. Die

Tabelle X. Temperaturabhängigkeit der relativen Ausnützung des Lichts und der Kohlensäure bei Zuckerrübenblättern.

	Temperatur-intervalle	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40	40—45
Licht $^1/_1$ / Licht $^1/_{25}$	bei 0,03 CO_2	1,3	1,7	1,9	2,3	2,9	3,1	2,2	2,0	—
„	bei 0,84 CO_2	—	—	2,5	2,9	3,9	4,2	3,1	3,2	31,7
„	Mittel	—	—	2,2	2,6	3,4	3,6	2,6	2,6	—
Kohlensäure 0,84 / Kohlensäure 0,03	bei Licht $^1/_{25}$	2,2	2,3	1,8	1,9	2,4	2,1	3,0	3,3	6,0
„	bei Licht $^1/_1$	—	—	2,4	2,5	3,2	4,2	4,1	5,2	3,5
„	Mittel	—	—	2,1	2,2	2,8	3,1	3,6	4,2	4,7

4. Eine klare Vorstellung über das Einsetzen dieses hemmenden Elementarvorganges bekommt man erst, wenn zugleich die Atmung berücksichtigt wird.

Die im vorhergehenden wiedergegebenen Kurven sind „ökologische Assimilationskurven", stellen also die gesamte Gasbilanz inklusive Atmung dar (vgl. 6, S. 87). Die Temperaturabhängigkeit der Atmung der Zuckerrübenblätter ist in Tabelle VI (Anhang) dargestellt. Berechnet man die Temperaturabhängigkeit der Assimilation mit Ausschluß der Atmung, wie dies in Fig. 5 und 6, Kurve 2 und 3 bzw. 1 und 2 geschehen ist, so ergibt sich der Unterschied, daß der rechte Schenkel der Assimilationskurven langsamer fällt. Man sieht recht deutlich, daß unter Minimumbedingungen (Kurve 2) die Assimilation durchschnittlich (also abgesehen von den Wellenschwankungen) konstant bleibt von etwa 10° bis etwa 35°, und dies sowohl bei Kartoffeln wie bei Rüben. Dann erfährt die Kurve einen scharfen Knick, der ungefähr dem hohen Optimum (Kurve 5) entspricht. Auch bei Kurve 3 befinden sich die Punkte etwa 10° und etwa 35° auf annähernd gleicher Höhe. Erst oberhalb etwa 30—35° (etwas verschieden nach dem Objekt, vgl. unten) scheint also der unter 3. erwähnte Hemmungsvorgang stärker einzusetzen.

Die Analyse der experimentellen Ergebnisse hat also ergeben, daß die Assimilationsintensität von einer Anzahl Elementarvorgänge bestimmt wird, die teils eine verschiedene Temperaturabhängigkeit haben, teils auch in verschiedener Weise von dem Lichtfaktor und dem Kohlensäurefaktor abhängen. Das Zusammenwirken der Elementar-

obere Kurve $^1/_1$ Licht und 1,22 % CO_2. — Unteres Kurvensystem stellt die relative Ausnützung einer Erhöhung der Lichtintensität bzw. der Kohlensäurekonzentration dar. Die ausgezogenen Kurven beziehen sich auf die Lichtausnützung, die gebrochenen Kurven auf die Kohlensäureausnützung. Vgl. Tab. IX.

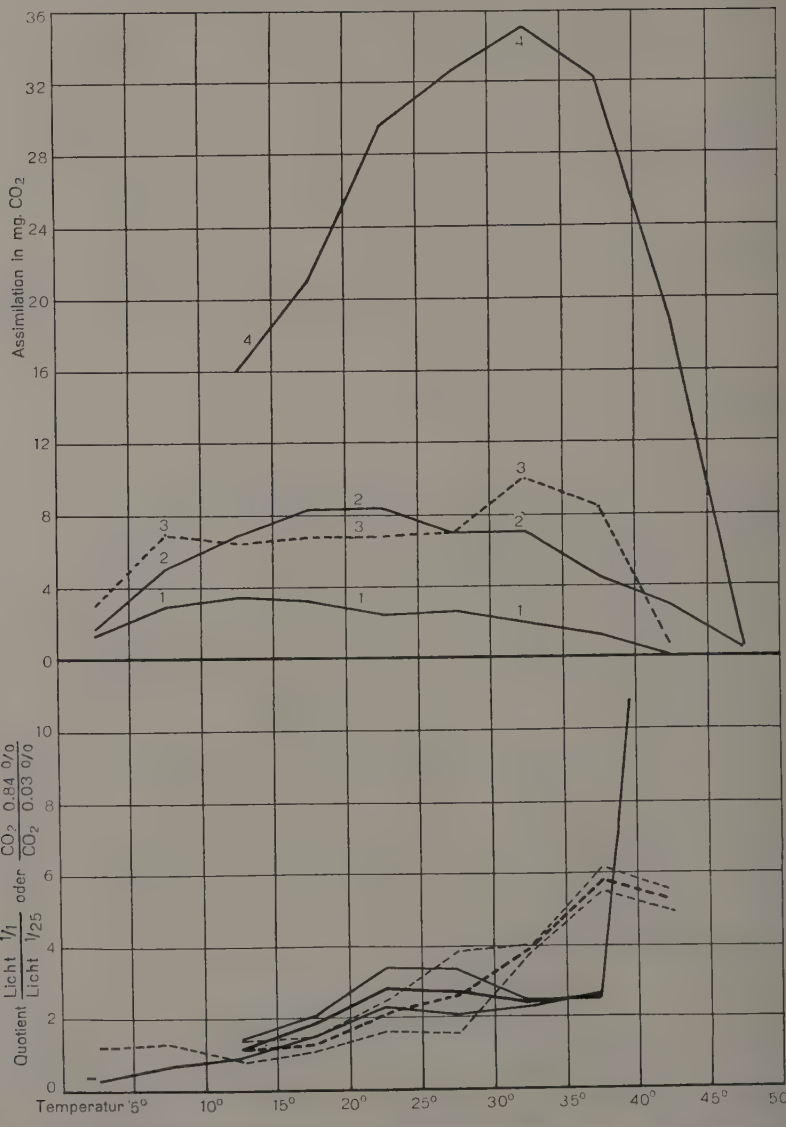


Fig. 8. Die Temperaturabhängigkeit der Assimilation von Blättern der Zuckerrübe. Oberes Kurvensystem: 1. $^1/_{25}$ Licht und 0,03 % CO_2, 2. $^1/_1$ Licht und 0,03 % CO_2. 3. $^1/_{25}$ Licht und 0,84 % CO_2. 4. $^1/_1$ Licht und 0,84 % CO_2. Nach Mittelwerten für 5° Intervalle. — Unteres Kurvensystem: Relative Ausnützung einer Erhöhung der Lichtintensität, bzw. der Kohlensäurekonzentration. Ausgezogene Kurven bedeuten die Lichtausnützung, gebrochene Kurven die Kohlensäureausnützung. Vgl. Tab. X.

vorgänge ist in den Fig. 9 schematisch dargestellt. Es wird, der oben gegebenen Analyse zufolge, angenommen, daß die Assimilation von zwei „Dunkelreaktionen", einer fördernden positiven und einer hemmenden

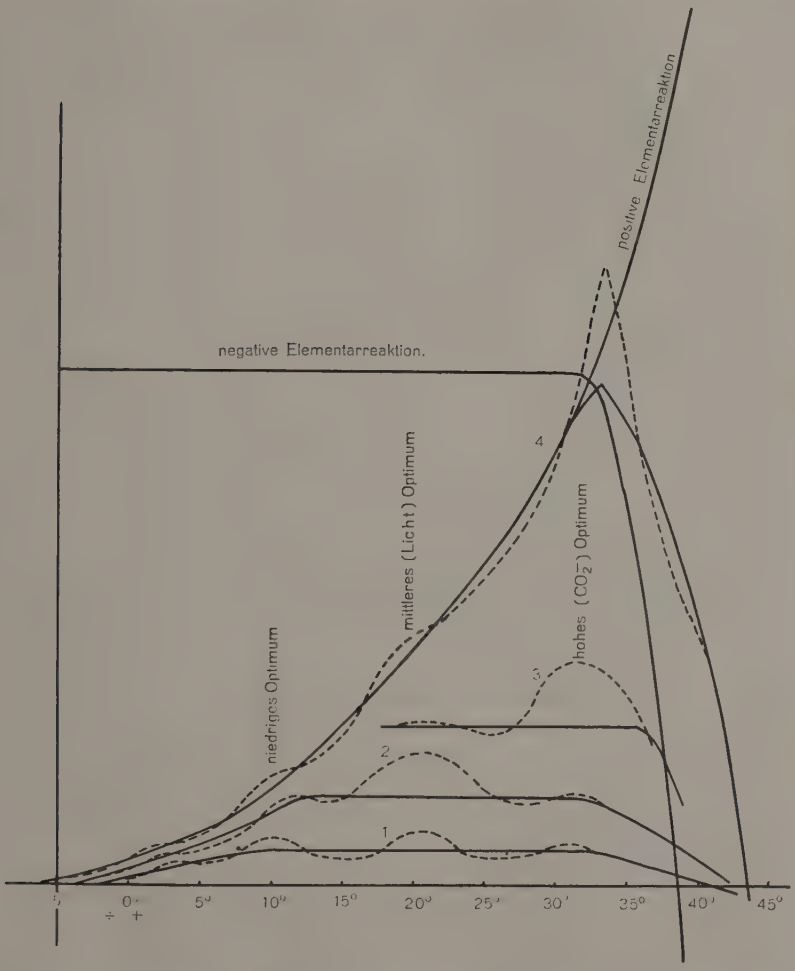


Fig. 9. Diagramm über die Zusammenwirkung der hypothetischen Elementarvorgänge der Assimilation. Entsprechend der beobachteten Temperaturkurven der Fig. 5 und 6 bedeutet 1. Minimum-Licht und Minimum-CO_2, 2. Maximum-Licht und Minimum-CO_2, 3. Minimum-Licht und Maximum-CO_2 und 4. Maximum-Licht und Maximum-CO_2. Die ausgezogenen Kurven geben die einfache Temperaturabhängigkeit der positiven und negativen Elementarreaktionen, bzw. deren resultierenden wieder; die gebrochenen Kurven die angenommene periodische Abweichung. Weitere Erklärung im Text.

negativen, beherrscht wird. Aus diesen Reaktionen resultiert die Kurve 4, die bei Maximalbedingungen realisiert wird.

Wirken Licht und Kohlensäure im Minimum, so wird die positive Dunkelreaktion schon bei einer niedrigen Temperatur gebremst, wobei in Übereinstimmung mit dem Relativitätsgesetz der Faktorwirkung die Kurve nach dem anfänglichen Ansteigen bald in eine mit der Abszisse parallelen Linie übergeht (1 und 2 in Fig. 9). Bei dem Punkt, wo die negative Dunkelreaktion einsetzt, biegt aber die Kurve wieder rasch ab.

Wirkt nur einer von den Faktoren im Minimum, z. B. die Kohlensäure, so ergeben sich im Prinzip ähnliche Verhältnisse, nur daß die Assimilation erst bei höherer Intensität gebremst wird.

Solange wir nur den rohen, durchschnittlichen Verlauf der Kurven berücksichtigen, also eine Mittellinie durch alle tatsächlich vorhandenen „Wellen" ziehen, so ergibt sich eine Bestätigung der Vorstellungen Blackmans über „limiting factors", nur mit dem Unterschied, daß das Abbiegen der Kurven 1 und 2 (Fig. 9) nicht mit scharfem Knick, sondern allmählich stattfindet (vgl. 3, 4, 6 im Literaturverzeichnis).

Bei der von uns eingeführten verfeinerten experimentellen Methodik können wir uns aber nicht mit rohen Annäherungskurven zufriedenstellen. Der Wellenverlauf der Assimilationskurven und die Tatsache, daß die Wellen der verschiedenen Kurven korrespondieren, beweist das Vorhandensein von Elementarvorgängen, die mit steigender Temperatur periodisch beschleunigt und retardiert werden. Der gleichmäßige Verlauf der Assimilationskurven wird hierdurch in einen wellenförmigen verwandelt (Fig. 9). Es bestehen eine Reihe von Temperaturgebieten (bei der Zuckerrübe wurden fünf dergleichen unterschieden, vgl. S. 280) von wenigen Grad Celsius Ausdehnung, in denen die Assimilationsintensität eine viel stärkere Temperaturabhängigkeit (ein höheres Q_1) verrät als einfache chemische Vorgänge (oder z. B. die Atmung, vgl. 7, S. 224).

Die Tatsache, daß das mittlere Optimum (1, 2 in Fig. 9) von dem Lichtfaktor, das hohe Optimum (3, 4 in Fig. 9) von dem Kohlensäurefaktor beherrscht wird (siehe oben), beweist, daß die Elementarvorgänge, um die es sich hier handelt, verschiedenen Reaktionen entsprechen. Man kann sich wohl die Sache am einfachsten auf die Weise vorstellen, daß ein Enzym, das die Ausnützung der Lichtenergie übermittelt, in dem mittleren Temperaturgebiet in starke Aktivität tritt, während in dem hohen Temperaturgebiet ein Enzym, das in die positive Dunkelreaktion eingreift, eine Aktivitätserhöhung erleidet.

4. Bedeutung der Ergebnisse für die ökologische Pflanzengeographie.

Die Ergebnisse lassen gewisse fundamentale pflanzengeographische Erscheinungen in ein neues Licht hervortreten. Ich habe dies schon kurz in einer früheren Arbeit (8) betont. Wir betonen ausdrücklich, daß die hier vorgebrachten Schlüsse als Ausblicke auf mögliche ökologische Folgerungen zu betrachten sind. Die Bündigkeit der Ausblicke für andere Pflanzentypen als die von uns experimentell behandelten bleibt zu untersuchen. Es sei folgendes erwähnt:

1. Die Lage des „Normaloptimums" ($^1/_1$ Licht, 0,03 % Kohlensäure) bei der mäßigen Temperatur von etwa 20° bedeutet eine relative Begünstigung der Zonen mit kalttemperiertem Klima, namentlich von litoralem Typus, wo die Tagestemperaturen sich um 20° herum halten. Für die gleichmäßige Bekleidung der Erde mit einer Vegetationsdecke hat die Lage des Assimilationsoptimums sicher eine entscheidende Bedeutung.

2. Ökologisch bedeutungsvoll ist auch die Tatsache, daß bei dem mittleren Optimum die Lichtausnützung ihr Maximum erreicht. Die Pflanzen nützen bei dieser Temperatur vorzüglich das volle Tageslicht aus. Umgekehrt wirkt der hohe Ausnützungsquotient so, daß die Pflanzen stark von Schwankungen des Lichtfaktors beeinflußt werden. Man kann mit anderen Worten bei dem Optimum der Lichtausnützung einen stark differenzierenden Einfluß des Lichtfaktors auf die Vegetation erwarten. Das Licht wirkt bei dem „Normaloptimum" der Assimilation und weiter aufwärts wie ein Faktor im Minimum, also stark kontrollierend.

3. Das Temperaturgebiet, das etwa 15—30° umfaßt, wäre also für eine Differenzierung der Vegetation in Sonnen- und Schattenformen auszeichnend. Bei Temperaturen unter 10° ist dagegen die Lichtausnützung relativ unbedeutend. Der Lichtfaktor wirkt hier im Maximum, seine kontrollierende Wirkung tritt stark zurück. Wir dürfen also in dem unteren Temperaturgebiet keine ausgesprochene Differenzierung der Vegetation in Sonnen- und Schattenformen erwarten. Es ist von Interesse, hier auf die Algenvegetation der kalten Meere hinzuweisen. Der Lichtmangel, namentlich in der Tiefe, würde für sie nicht so entscheidend wirken — dies unter der Voraussetzung, daß sich die Algenassimilation im Prinzip ähnlich wie die Assimilation höherer Pflanzen verhält. Natürlich gibt es immer eine untere Grenze des Lichtfaktors, wo er auch in dem unteren Temperaturgebiet in das

Minimum seiner Wirkung tritt, diese Grenze muß aber bei einer tieferen Lichtintensität als für das mittlere Temperaturgebiet liegen.

Auch für die Vegetation der arktischen Zone und des Hochgebirges würde das Licht sicher nicht so stark differenzierend wirken, wenn es nicht zugleich als thermischer Faktor eine sehr wichtige Rolle übernommen hat. Während im arktischen Sommer oder im Hochgebirge die Helligkeitsstrahlung als Faktor im Maximum wirkt, übertönt hier die Minimumwirkung der thermischen Strahlung (vgl. 8, S. 56).

Auf Grund unserer Ergebnisse kann man sagen, daß im unteren Temperaturgebiet die Schattenvegetation relativ begünstigt ist. Dies geht schon daraus hervor, daß die Assimilationskurve im gedämpften Licht und bei der normalen Kohlensäurekonzentration der Luft ihr Optimum bei niedriger Temperatur hat. Sehen wir von der thermischen Wirkung des vollen Lichts ab, so können wir die Sache auch so ausdrücken, daß im unteren Temperaturgebiet die Lichtpflanzen den Schattenpflanzen nicht sehr überlegen sind. Bei Kartoffeln und Rüben beträgt der Quotient $\frac{\text{Licht } {}^1/_1}{\text{Licht } {}^1/_{25}}$ nur 1,3—1,7 für das Temperaturgebiet 0—10°. Im mittleren Temperaturgebiet ist für die erwähnten Pflanzen der Quotient auf 3,1—3,6 gestiegen, was die Lichtpflanzen in eine für Konkurrenz mit den Schattenpflanzen viel günstigere Lage versetzt. Ich habe schon andernorts (8, S. 105) die Aufmerksamkeit auf das Verhalten gelenkt, daß die nordischen Wälder meistens eine sehr reiche Untervegetation aufweisen, was mit den hier dargelegten Verhältnissen zusammenhängen könnte. Wir brauchen aber viel eingehendere Registrierungen des Licht- und Temperaturklimas in verschiedenen Vegetationstypen, ehe bestimmtere Schlüsse gezogen werden können. Zu berücksichtigen wäre immer zugleich die thermische Wirkung des direkten Sonnenlichts und des starken diffusen Lichts (vgl. oben). Die Messungen Vallins (9) und anderer haben ja gezeigt, daß in der Sonne viel höhere Luft- und Blattemperaturen erreicht werden als im Schatten.

4. In dem Grad, wie der Kohlensäurefaktor des Standortes den „Normalgehalt" der Luft (0,03 Vol.-Prozent) übersteigt, steigt nun im ganzen Temperaturgebiet die Assimilationstätigkeit. Der Ausnützungsquotient in bezug auf gesteigerte Kohlensäurezufuhr ist in den hier untersuchten Fällen noch im niedrigen Temperaturgebiet (0—10°) etwas höher als 2,0, wobei allerdings beachtet werden muß, daß als Vergleichskonzentration ein maximaler Gehalt von 0,84—1,22 Vol.-Prozent genommen wurde, der wohl in der Natur niemals erreicht wird.

Im Gegensatz zu der relativen Lichtausnützung, die in dem mittleren Temperaturgebiet (um 20° herum) hoch war, ist die relative Ausnützung der Kohlensäure im ganzen niederen und mittleren Temperaturgebiet (0 bis etwa 20° an) annähernd gleich, steigt aber dann außerordentlich in dem hohen Temperaturgebiet (20—30°). Pflanzengeographisch würde also, nach unseren Ergebnissen zu urteilen, der Kohlensäurefaktor seinen bedeutendsten Einfluß in den warmen Klimas haben. Man kann hier wohl auf die Tatsache hindeuten, daß die Kohlensäureproduktion des Bodens in den Tropen eine hohe Intensität erreicht, falls genügend Humus und Feuchtigkeit vorhanden ist. Auch für die Schattenvegetation in dem tropischen Wald wird der Kohlensäurefaktor sicher eine Bedeutung als differenzierender Faktor haben. Dasselbe gilt überhaupt von der Schattenvegetation, auch in kälteren Zonen, denn da der „Normalgehalt" der Luft durchaus ins Minimumgebiet des Kohlensäurefaktors fällt, wird durch eine Steigerung desselben die Assimilation immer eine entsprechende Steigerung erfahren. Es wäre zweifellos von hohem Interesse, die hier dargelegten Verhältnisse auf die Ökologie der Wasserpflanzen zu übertragen. Leider vermißt man noch hinreichend eingehende Angaben über die Kohlensäureverteilung in dem Wasser.

5. Im Hinblick auf die praktische Pflanzenkultur ist das verschiedene Verhalten der Ausnützungsquotienten von Licht und Kohlensäure von großer Bedeutung. Unsere Ergebnisse zeigen, daß künstliche Zufuhr von Kohlensäure (Kohlensäuredüngung) den bedeutendsten Erfolg erst bei relativ hoher Temperatur haben wird, sowohl bei hoher wie bei niedriger Beleuchtungsintensität. Die relative Ausnützung der Kohlensäure ist im Gebiet des hohen Optimums etwa doppelt so groß wie im Gebiet des niedrigen oder mittleren Optimums.

6. Die Ergebnisse zeigen ferner, daß die Temperaturabhängigkeit der Assimilation zwar in den allgemeinen Zügen bei den verschiedensten Pflanzen (Kartoffeln, Tomaten, Gurken, Zuckerrüben) den gleichen Gesetz-

Tabelle XI.

	Erstes Optimum	Zweites Optimum	Drittes Optimum
Kartoffeln	8—9°	18—20°	30—31°
Tomaten	ca. 6°	ca. 20°	35—36°
Zuckerrüben . . .	10—12°	19—20°	ca. 36°
Gurken	—	ca. 20?	36—37°
Anemone nemorosa .	ca. 3°?	ca. 15°	—
Dryopteris austriaca (nach Johansson)	—	0—10°	ca 37°?
Eupteris aquilina (nach Johansson)	—	ca. 15°?	ca. 30°?

mäßigkeiten folgt, dagegen in betreff der Lage der Optima artspezifische Unterschiede zeigt (Tab. XI, S. 293).

In der Tabelle habe ich auch die Ergebnisse einer Versuchsserie mit Anemone nemorosa mit aufgenommen, die ich im Frühjahr 1925 ausführte (siehe auch Fig. 10 und Tabelle VII im Anhang). Diese Versuche wurden zum botanischen Laboratorium in Lund verlegt. Das Material wurde direkt aus dem botanischen Garten geholt und im übrigen wie in den anderen Versuchen behandelt. Aus praktischen Gründen war es bei diesen Versuchen nur möglich, mit elektrischem Licht zu arbeiten.

Die aus Johanssons Arbeit mitgenommenen Zahlen können nur als sehr approximativ betrachtet werden. Ich habe sie aber hier an-

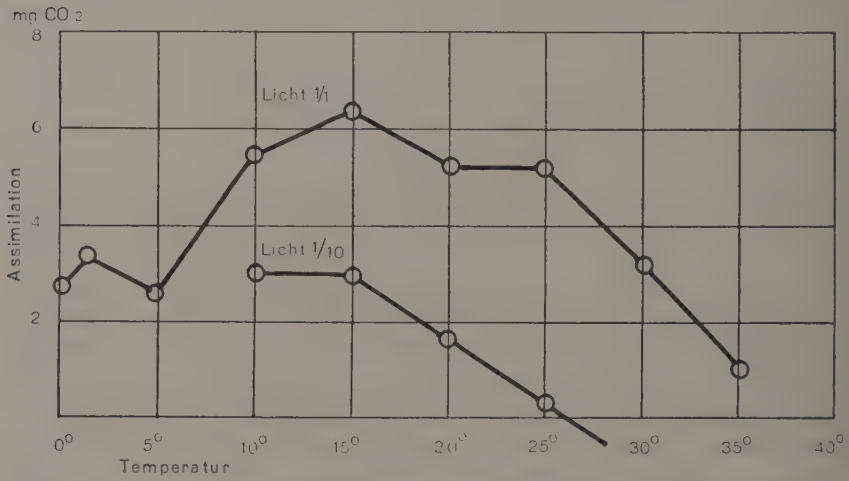


Fig. 10. Assimilation von Anemone nemorosa. Siehe Tab. VII, S. 300.

geführt, weil sie, wie meine Ergebnisse von Anemone nemorosa, darauf hindeuten, daß Frühlingspflanzen und Waldpflanzen des nordischen Klimas ein niedrigeres Normaloptimum (zweites Optimum) haben als die ausgesprochenen Sonnenpflanzen, Kartoffeln, Zuckerrüben, Tomaten und Gurken.

Auch in betreff des hohen Optimums bestehen offenbar Differenzen, indem dieses Optimum für Kartoffeln etwa 5° niedriger liegt als für Tomaten und Zuckerrüben. Das höchstliegende dritte Optimum zeigen die Gurken, die ja auch dem tropischen Vegetationstypus angehören. Es scheint also eine gewisse Beziehung zwischen Lage der Optimas und pflanzengeographischer Verbreitung zu bestehen.

Es bestehen nun auch Differenzen in bezug auf die Form und Höhe der Kurven (Tabelle XII).

Tabelle XII.

Assimilationsintensität bei	0°	10°	20°	30°	40°
Kartoffeln	0,9 mg	4,2 mg	9,5 mg	4,6 mg	—
Tomaten	3,3 „	6,0 „	8,4 „	3,9 „	—
Zuckerrüben	3,0 „	6,0 „	8.5 „	7,0 „	3,8 mg
Anemone nemorosa	2,8 „	5,5 „	5,2 „	3,2 „	—

Die in Tabelle XII verzeichneten Assimilationsintensitäten unter „Normalbedingungen" lehren, daß die Kartoffeln ein kaltes Assimilationsklima sehr schlecht ausnützen. Sie haben ein entschiedenes Assimilationsoptimum bei etwa 20° und erreichen hier die höchste absolute Assimilationsintensität von allen untersuchten Pflanzen. Ganz anders verläuft die Assimilationskurve der Zuckerrüben. Diese assimilieren noch bei 0° nicht unbedeutend, im mittleren Temperaturgebiet verläuft die Kurve sehr flach, und besonders charakteristisch erscheint die beträchtliche Assimilation in dem hohen Temperaturgebiet. Die Zuckerrübe kann also große Schwankungen des Temperaturklimas ertragen, bevorzugt aber offenbar die höheren Temperaturen. Umgekehrt verhalten sich wiederum die Tomaten, die in dem niederen und mittleren Temperaturgebiet am besten assimilieren. Die ausgeprägteste Kältepflanze ist Anemone nemorosa, obwohl auch für sie das Optimum ziemlich flach zu sein scheint.

Um die Assimilationsergebnisse für die Pflanzengeographie voll auszunützen, sollte man Kulturversuche unter genau kontrollierten Bedingungen hinsichtlich Licht, Kohlensäurekonzentration und Temperatur anstellen. Wir haben solche Versuche im Plan. Ferner wären genaue Versuche über „Adaptation" der Assimilation an den Standortsbedingungen anzustellen. Die Versuche Harders geben hierüber noch keinen genügenden Aufschluß. Da drei von meinen Objekten, Gurken, Tomaten und Zuckerrüben, in demselben Milieu (Gewächshaus) wuchsen und trotzdem sehr charakteristische Assimilationsunterschiede zeigen, so dürfte die eventuelle „Adaptation" doch nicht die genotypischen Differenzen verschleiern können. Doch hierüber werden die jetzt in Angriff genommenen Kulturversuche Aufschluß geben.

Vorläufig muß man sich darauf beschränken, auf den allgemeinen Parallelismus zwischen pflanzengeographischer Verbreitung und Assimilationsverhältnissen aufmerksam zu machen. So ist z. B. Anemone nemorosa offenbar dem kalten Frühlingsklima „angepaßt", während die

Zuckerrübe eine lange Vegetationsperiode mit warmem Hochsommer und kaltem Herbst auszunützen versteht. Die Kartoffeln sind andererseits der Hochsommertemperatur des Nordens „angepaßt“ und stellen im Herbst ihre Assimilation früher als die Rüben ein, was mit den Erfahrungen des Landwirtes stimmt.

Zitierte Literatur.

1) M. G. Stålfelt, Tallens och granens kolsyreassimilation. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt 1926, H. 21, Nr. 5.

2) Nils Johansson, Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Dissert. Stockholm 1926.

3) R. Harder, Kritische Versuche zu Blackmans Theorie der „begrenzenden Faktoren“ bei der Kohlensäureassimilation. Jahrb. f. wiss. Botanik 1921, Bd. 60, S. 531.

4) H. Lundegårdh, Ecological studies in the assimilation of certain forest-plants and shore-plants. Svensk botanisk tidskrift 1921, Bd. 15, S. 46.

5) — Neue Apparate zur Analyse des Kohlensäuregehalts der Luft. Bioch. Zeitschr. 1922, Bd. 131, S. 109.

6) — Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924.

7) — Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Bioch. Zeitschrift 1924, Bd. 154, S. 195.

8) — Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925.

9) H. Vallin, Ökologische Studien über Wald- und Strandvegetation. Dissert. Lund 1925.

Anhang. Tabellen.

Bei der Wiedergabe der Versuche wurde eine Einschränkung durchgeführt, derart, daß für die Parallelversuche Mittelwerte genommen wurden. Über die durchschnittliche Abweichung vom Mittel siehe S. 278. In dem Fall, daß für zwei oder mehrere Parallelversuche nur ein Mittel aufgeführt ist, sind die Grenzen der Versuchsdauer (kleinste und größte) und des Öffnungsverhaltens der Stomata (1 : 1 = volle Öffnung) angegeben. Die Variation der Temperatur wird in solchen Fällen nur dann angegeben, wenn sich in dieser Hinsicht die einzelnen Versuche ähnlich verhielten. Im übrigen sei auf die im Text mitgeteilten methodischen Einzelheiten verwiesen.

Tabelle II. Kohlensäurekonzentration: Normalgehalt der freien Luft (0,03 Vol.-Prozent = 0,56 mg pro Liter). Analyse mit dem Glockenapparat. Licht: Volles Sonnen- und Himmelslicht.

Nr.	Datum	Temperatur ° C	Stomata	Versuchszeit Minuten	Assimilation pro 50 qcm 1 St. und 0,56 mg CO_2 pro Liter Luft mg
1	6. Aug.	− 4,2 ± 0,2	1 : 1	9	2,18
2—3	6. „	− 1,1 ± 0,1	1 : 1	10	2,66
4	6. „	+ 0,6 ± 0,1	1 : 1	$9^2/_3$	3,37
5—6	3.—5. Aug.	+ 1,7 ± 0,25	1 : 1	$7^3/_3$—9	3,41
7	5. Aug.	+ 3,2 ± 1,0	1 : 1	$8^1/_2$	4,91
8	3. „	+ 4,2 ± 0,3	1 : 1	$7^1/_3$	4,62
9	5. „	+ 5,3 ± 0,3	1 : 1	$11^1/_3$	4,07
10	3. „	+ 7,4 ± 0,1	1 : 1—1 : 5	$5^3/_5$	5,22
11	5. „	+ 8,7 ± 0,1	1 : 1	9	5,79
12—15	3.—5. Aug.	+ 10,8 — —	1 : 1	$7^1/_2$—$8^1/_2$	6,12
16	5. Aug.	+ 12,5 ± 0,15	1 : 1	$6^1/_3$—9	5,24
17—18	4.—1. Aug.	+ 14,3 — —	3 : 4—1 : 10	7—$8^1/_2$	5,41
19	1. Aug.	+ 15,3 ± 0,3	1 : 1—1 : 2	$6^3/_5$	5,48
20—21	4.—12. Aug.	+ 16,7 ± 0,1	1 : 1—1 : 10	$8^2/_5$—$6^3/_3$	7,07
22	13. Aug.	+ 17,5 ± 0,1	1 : 1	$6^1/_{10}$	8,40
23	29. Juli	+ 18,5 ± 0,0	1 : 1	$7^1/_3$	8,45
24—25	12.—13. Aug.	+ 19,2 ± 0,1	1 : 1	$6^2/_3$—7	9,26
26—29	6.—8. Aug.	+ 20,5 ± 0,1	1 : 1	6—$7^3/_5$	7,81
30—31	28. Juli—8. Aug.	+ 21,9 — —	1 : 1	6—7	8,98
32—34	31. Juli—8. Aug.	+ 23,5 ± 0,0	1 : 1—1 : 5	7—$7^7/_2$	8,00
35—37	6.—12. Aug.	+ 24,9 ± 0,1	1 : 1	$6^9/_{10}$—$7^2/_5$	7,57
38—39	29. Juli—6. Aug.	+ 28,0 ± 0,0	1 : 1	9—$9^1/_4$	4,84
40	8. Aug.	+ 32,1 ± 0,1	1 : 1	$6^3/_5$—$10^3/_{10}$	8,00
41	8. „	+ 35,2 ± 0,2	1 : 1	$7^5/_6$	5,39
42	8. „	+ 39,8 ± 0,2	1 : 1	8	3,84
43	8. „	+ 43,8 ± 0,2	1 : 1	$8^4/_5$	1,58
44	8. „	+ 47,5 ± 0,1	1 : 1	$7^1/_2$	0,59
45	27. Aug.	+ 7,8 ± 0,2	1 : 1—1 : 2	$8^7/_{10}$	4,87
46	27. „	+ 9,8 ± 0,1	1 : 2—1 : 5	$6^{75}/_{100}$	6,56
47	27. „	+ 12,0 ± 0,1	1 : 1	$6^{45}/_{100}$	8,63
48	27. „	+ 14,0 ± 0,2	1 : 1	$7^3/_{10}$	8,38
49—50	27.—31. Aug.	+ 16,0 ± 0,1	1 : 1	$5^1/_2$—$6^6/_{10}$	9,40
51	31. Aug.	+ 18,9 ± 0,1	1 : 1	$5^1/_2$	9,33
52	27. „	+ 20,6 ± 0,1	1 : 1	$7^7/_{10}$	8,36
53—54	24.—31. Aug.	+ 25,2 ± 0,1	1 : 1	$7^4/_{10}$—$9^2/_{10}$	8,50
55—56	27. Aug.—1. Sept.	+ 27,4 ± 0,3	1 : 1	$5^{85}/_{100}$—$6^5/_{10}$	9,14
57	24. Aug.	+ 29,1 ± 0,1	1 : 1	13	6,64
58	27. „	+ 30,3 ± 0,0	1 : 1	$7^{25}/_{100}$	7,65
59	1. Sept.	+ 31,2 ± 0,2	1 : 1	$5^9/_{10}$	9,51
60	24. Aug.—1. Sept.	+ 32,7 ± 0,1	1 : 1	$7^6/_{10}$—$10^3/_{10}$	7,33
61—62	24. Aug.	+ 37,0 ± 0,2	1 : 1	$12^1/_3$	5,60

66 Versuche mit einer mittleren Abweichung M(d) = 0,663 mg CO_2.

Tabelle III. Kohlensäurekonzentration: Normalgehalt der freien Luft (0,03 Vol.-Prozent = 0,56 mg pro Liter). Analyse mit dem Glockenapparat. Licht: Azetylenbeleuchtung = ca. $^1/_{25}$.

Nr.	Datum	Temperatur ° C	Stomata	Versuchszeit Minuten	Assimilation pro 50 qcm 1 St. und 0,56 mg CO_2 pro Liter Luft mg
1—2	15.—17. Aug.	+ 0,6 ± 0.15	1 : 1 – 1 : 2	$13^2/_3$—$13^{45}/_{100}$	1,56
3	15. Aug.	+ 2,4 ± 0,1	1 : 1	$10^4/_5$	3,05
4	17. „	+ 3,3 ± 0,3	1 : 1—1 : 2	10	3,43
5	15. „	+ 4,6 ± 0,5	1 : 1	11	3,30
6—8	14.—28. Aug.	+ 6,1 ± 0,2	1 : 1—1 : 5	$10^2/_5$—$14^3/_5$	2,76
9—10	14.—17. „	+ 7,8 ± 0,1	1 : 1	$14^1/_5$—$13^2/_5$	2,79
11—13	14.—26. „	+ 10,0 ± 0,2	1 : 1	$10^2/_3$—$13^2/_5$	3,97
14—16	14.—28. „	+ 11,7 ± —	1 : 1—1 : 2	$12^3/_{10}$—$10^9/_{10}$	4,11
16—18	14.—26. „	+ 12,3 ± 0,1	1 : 1—1 : 5	$10^9/_{10}$—$16^{15}/_{100}$	3,48
19—20	17.—26. „	+ 13,5 —	1 : 1	$12^4/_{10}$—$13^2/_5$	2,89
21—23	15.—24. „	+ 15,2 ± 0,2	1 : 1—1 : 2	$11^1/_5$—$13^9/_{10}$	3,70
24—27	14.—26. „	+ 16,9 —	1 : 1—1 : 10	$11^1/_6$—$14^1/_2$	3,15
28—29	17.—24. „	+ 18,0 ± 0,1	1 : 2—1 : 5	10—$13^1/_5$	3,90
30—31	15.—18. „	+ 18,7 ± 0,2	1 : 1—1 : 5	$10^4/_5$—$13^3/_5$	3,04
32—36	15.—26. „	+ 20,2 ± 0,1	1 : 1—1 : 10	10—$14^1/_2$	2,81
37—38	7.—26. „	+ 21,8 ± 0,2	1 : 1—1 : 4	14—$14^9/_{10}$	2,57
40—41	10.—26. „	+ 23,4 ± 0,2	1 : 1—1 : 10	10—$14^4/_{10}$	2,35
42—43	28. Aug.—7. Sept.	+ 25,0 ± 0,3	1 : 1—1 : 4	$11^7/_{10}$—$19^1/_2$	2,42
44—47	18.—28. „	+ 26,7 ± 0,2	1 : 1—1 : 10	$11^3/_5$—$15^3/_{10}$	2,97
48—50	10.—26. „	+ 29,4 ± 0,2	1 : 1—1 : 10	9—$14^4/_{10}$	2,34
51—52	10.—18. „	+ 32,6 ± 0,2	1 : 1	$10^7/_{10}$—13	2,22
53—54	10.—18. „	+ 35,4 ± 0,3	1 : 1—1 : 3	$13^1/_6$—$12^3/_{10}$	1,90
55	18. Aug.	+ 40,1 ± 0,5	1 : 1	$16^{15}/_{100}$	0,63

55 Versuche mit einer mittleren Abweichung M(d) = 0,36 mg CO_2.

Tabelle IV. Kohlensäurekonzentration: 0,84 Vol.-Prozent. Licht: Volles Sonnen- und Himmelslicht, volumetrische Analyse (S. 276).

Nr.	Datum	Temperatur ° C	Stomata	Versuchszeit Minuten	Assimilation pro 50 qcm 1 St. mg
1	15. Aug.	+ 8,6 ± 0,0	1 : 1	5	12,5
2	19. „	+ 9,7 ± 0,3	1 : 1	$8^{15}/_{100}$	16,8
3—4	13. „	+ 12,3 ± —	1 : 1	$4^2/_5$—5	15,4
5—6	13.—19. Aug.	+ 15,7 ± 0,2	3 : 4—1 : 2	5—$7^{45}/_{100}$	18,2
7	13. Aug.	+ 16,8 ± 0,2	1 : 1	5	20,8
8	31. „	+ 18,0 ± 0,0	1 : 1	$1^1/_2$	23,1
9—10	13.—31. Aug.	+ 20,0 ± 0,0	1 : 1	$5^1/_2$—$1^7/_{60}$	26,4
11	13. Aug.	+ 21,6 ± 0,0	1 : 1	$5^1/_6$	27,5
12	1. Sept.	+ 21,3 ± 0,0	1 : 1	$1^1/_6$	27,9
13	31. Aug.	+ 23,0 ± 0,0	1 : 1	$1^7/_{60}$	32,5
14—16	31. Aug.—1. Sept	+ 26,6 ± 0,0	1 : 1	$1^1/_5$—$1^1/_{30}$	34,3
17	1. Sept.	+ 30,0 ± 0,0	1 : 1	$1^1/_6$	34,7
18—20	1. „	+ 31,6 ± 0,0	1 : 1	$1^1/_5$—$1^1/_{60}$	30,1
21	1. „	+ 32,5 ± 0,0	1 : 1	$1^7/_{30}$	26,4
22—23	31. Aug.—1. Sept.	+ 36,2 ± 0,0	1 : 1	$1^4/_{15}$—$1^1/_5$	30,9
24—25	dto.	+ 38,1 ± 0,0	1 : 1	$1^1/_{30}$—$1^4/_{15}$	30,2
26	1. Sept.	+ 40,0 ± 0,0	1 : 1	$1^7/_{30}$	25,2
27	1. „	+ 44,0 ± 0.0	1 : 1	$1^1/_4$	15,7
28	1. „	+ 46,5 ± 0,5	1 : 1	$1^2/_3$	2,0

2 und 6 wurden mittels titrimetrischer Analyse ausgeführt. Das durchgesaugte Luftvolumen betrug in 3—5, 7, 9, 11 500 ccm, in 8, 10 und 12—28 195,7 ccm.

Tabelle V. Kohlensäurekonzentration: 0,84 Vol.-Prozent.
Licht: Azetylenbeleuchtung = ca. $^1/_{25}$.
Volumetrische Analyse (S. 276).

Nr.	Datum	Temperatur ° C	Stomata	Versuchszeit Minuten	Assimilation pro 50 qcm 1 St. mg
1—2	28.—29. Aug.	+ 3,2 ± —	1 : 1—1 : 2	$2^5/_{60}$—$3^{15}/_{60}$	7,69
3—4	29. „	+ 5,0 ± 0,5	dto.	$3^{15}/_{60}$—$2^{22}/_{60}$	6,66
5—6	28.—29. „	+ 8,7 ± 0,5	1 : 1	$2^{25}/_{60}$—$2^{40}/_{60}$	7,0
7—8	28.—29. „	+ 10,7 ± 0,5	1 : 5—1 : 10	$2^{10}/_{60}$—$3^3/_{60}$	6,92
9	28. „	+ 12,5 ± 0,5	1 : 10	3	7,44
10—11	29.—30. „	+ 15,2 ± 0,2	1 : 1—1 : 5	$3^{20}/_{60}$—$1^{30}/_{60}$	6,35
12—13	30. „	+ 18,0 ± 0,0	1 : 1	$1^{33}/_{60}$—$3^{20}/_{60}$	6,51
14—15	29.—30. „	+ 19,8 ± 0,0	1 : 1—1 : 5	$2^{35}/_{60}$—$2^{30}/_{60}$	9.41
16—17	29.—30. „	+ 21,0 ± 0,0	1 : 1—1 : 10	$1^{28}/_{60}$—$2^{40}/_{60}$	6,96
19	29. „	+ 25,0 ± 0,0	1 : 10	$2^{40}/_{60}$	6,90
21	30. „	+ 26,3 ± 0,2	1 : 2—1 : 4	$1^{23}/_{60}$	5,3
22	29. „	+ 27,7 ± 0,3	1 : 10	$2^{48}/_{60}$	6,32
23—24	29.—30. „	+ 28,9 ± 0,1	1 : 2—1 : 4	$1^{24}/_{60}$—$1^{14}/_{60}$	7,56
25—26	29.—30. „	+ 30,8 ± 0,2	1 : 1	2—$1^{12}/_{60}$	10,6
27	29. „	+ 34,5 ± 0,5	1 : 1	$1^{50}/_{60}$	10,4
28	30. „	+ 38,0 ± 0,0	1 : 1	$1^{32}/_{60}$	8,77
29	30. „	+ 40,0 ± 0,0	1 : 1	$1^{55}/_{60}$	2,75
30	30. „	+ 44,0 ± 0,0	1 : 1	2	÷ 1,62

Tabelle VI. Atmung in geschlossenen Küvetten von 50 ccm Inhalt.

Nr.	Datum	Temperatur ° C	Versuchszeit Minuten	Atmung pro 50 qcm 1 St. mg
1	5. Sept.	+ 12,0 ± 0,1	$21^1/_2$	0,448
2	4. „	+ 14,5 ± 0,0	$16^1/_3$	0,397
3	4. „	+ 20,2 ± 0,6	$20^1/_2$	0,545
4	4. „	+ 24,1 ± 0,9	25	0,79
5	4. „	+ 26,3 ± 1,0	21	0,79
6	4. „	+ 28,0 ± 1,0	20	1,15
7	4. „	+ 30,5 ± 1,2	$21^1/_2$	1,30
8	5. „	+ 33,3 ± 0,6	10	1,76
9	5. „	+ 37,5 ± 1,0	$14^1/_2$	1,78
10	5. „	+ 39,6 ± 0,8	10	2,27
11	5. „	+ 41,0 ± 2,0	$11^1/_2$	2,33
12	5. „	+ 43,8 ± 0,8	$7^1/_2$	2,62
13	5. „	+ 46,8 ± 1,0	10	4,21
14	5. „	+ 53,0 ± 1,0	5	3,39

Tabelle VII. Assimilation von Anemone nemorosa. April 1925.
Das Material frisch von einem Bestande im Botanischen Garten in Lund geholt.
Kohlensäurekonzentration: Normalgehalt der freien Luft (0,03 %).
Licht: Nitralampe von 1000 Kerzen auf 15 cm Abstand = etwa 45,000 Lux. (etwa volles Tageslicht).

Nr.	Temperatur ° C	Zahl der Versuche	Assimilation pro 50 qcm 1 St. 0,57 mg CO_2 pro Liter mg
1	0,0	3	2,7
2	2,5	2	3,4
3	5,0	2	2,6
4	10,0	7	5,5
5	15,0	4	6,4
6	20,0	7	5,2
7	25,0	2	5,1
8	30,0	1	3,2
9	35,0	1	1,1

Die Versuche wurden mittels elektrischer Regulierung der Badtemperatur ausgeführt.

Tabelle VIII. Assimilation von Anemone nemorosa.
Kohlensäurekonzentration: Normalgehalt der freien Luft.
Licht: Nitralampe von 1000 Normalkerzen auf 30 cm Abstand = etwa 11,000 Lux.

Nr.	Temperatur ° C	Zahl der Versuche	Assimilation pro 50 qcm 1 St. 0,57 mg CO_2 mg
1	10,0	3	3,1
2	15,0	3	3,0
3	20,0	2	1,7
4	25,0	1	0,33
5	30,0	4	—

Zur Temperaturabhängigkeit der Assimilation bei Vicia Faba.

[Aus der ökologischen Station der Hallands Väderö in Schweden.]

Von **Oskar A. Walther**
(Leningrad).

Mit 3 Abbildungen im Text.

Die im folgenden beschriebenen Versuche wurden während eines zweiwöchentlichen Aufenthaltes auf Hallands Väderö im August 1926 angestellt. Ihre Ausführung wurde durch die große Liebenswürdigkeit von Prof. Dr. H. Lundegårdh ermöglicht, der nicht nur die zur Untersuchung benötigte Apparatur bereitwilligst zur Verfügung stellte, sondern auch sonst der Arbeit tatkräftigsten Beistand leistete. Es sei mir gestattet, Herrn Prof. Lundegårdh auch an dieser Stelle meinen besten Dank auszudrücken.

Da mir sowohl die Arbeitsmethode, als das Objekt der Untersuchung (in bezug auf sein Assimilationsverhalten) neu waren, ist es wohl ohne weiteres klar, daß es sich in so kurzer, durch andere Aufgaben begrenzter Zeit bloß um orientierende Versuche handeln konnte, um so mehr, als das im Gewächshaus der Ökologischen Station zu anderen Zwecken gezogene Material die für definitive Versuche erforderliche Gleichartigkeit in bezug auf Alter, Exposition usw. nicht in genügendem Maße besaß und auch der Quantität nach kaum ausreichte. Aus diesen Gründen war es weder möglich, Versuche bei verschiedenem CO_2-Gehalt anzustellen, noch auch die Atmungsintensität zu bestimmen, so daß es sich im folgenden nur um die „ökologische" Temperaturabhängigkeit bei natürlichem CO_2-Gehalt handelt.

Nichtsdestoweniger mögen die erhaltenen vorläufigen Daten ein gewisses Interesse bieten, indem sie einen mit zeitgemäßer Methodik ausgeführten Beitrag zu einer Frage bilden, der sowohl vom ökologischen, als vom experimentell-physiologischen Standpunkt die größte Bedeutung zukommt und die dabei einer Erweiterung ihrer experimentellen Durcharbeitung dringend bedarf.

Zweierlei Anforderungen stehen bei derartigen Untersuchungen im Vordergrund: einesteils haben die Versuchsergebnisse nur dann öko-

logischen Wert, wenn sie mit in der Natur vorkommenden CO_2-Konzentrationen gewonnen sind; anderenteils ist dabei der Zeitfaktor so zu regeln, daß er keine Verschleierung der zu untersuchenden Abhängigkeit durch sekundäre Vorgänge bedingt, seien letztere biochemischer (Enzymzerstörung, physikalisch-chemische Zustandsänderungen usw.) oder rein physiologischer Art (Regulation der Spaltöffnungen usw.). Natürlich ist neben diesen Hauptpunkten eine Reihe anderer Bedingungen: Konstanz der Temperatur, der Lichtintensität und -qualität usw. genügend zu würdigen.

In weit höherem Maße als die Mehrzahl der bisher zu Assimilationsuntersuchungen angewandten Methoden genügt nun das von Lundegårdh[1]) ausgearbeitete Verfahren, den CO_2-Gehalt der Luft mittels des sogenannten „Glockenapparates" zu bestimmen, den oben erwähnten Anforderungen. Dabei eignet sich gerade dieses Verfahren ausgezeichnet zu Untersuchungen, bei denen die Temperatur die Variable bildet.

Es sei nun vorerst das Notwendigste über die Anstellung der vorliegenden Versuche und über die Handhabung der Methode gesagt.

Um die als Versuchsmaterial dienenden Blätter von Vicia Faba vor Versuchsbeginn in einen möglichst vergleichbaren Anfangszustand zu bringen, der auch mit voller Turgeszenz und maximaler Öffnungsweite der Stomata verbunden sein sollte[2]), wurden gewöhnlich in den frühen Morgenstunden beblätterte Sprosse der im Gewächshaus der Ökologischen Station gezogenen Pflanzen abgeschnitten und sofort in eine geräumige „feuchte Kammer" aus Glas gebracht, die am Boden Wasser enthielt; sie wurde mit einer Glasplatte bedeckt und an einem Nordfenster im Laboratorium aufgestellt. Nach Bedarf wurden dann an diesem oder auch am folgenden Tage die zu den einzelnen Versuchen benötigten Blätter entnommen, die nach den Erfahrungen Lundegårdhs (l. c.) nach einer solchen Vorbehandlung eine gleichmäßige Assimilation und Atmung zeigen. Auch behalten die Pflanzen in der feuchten Luft meist vollgeöffnete Stomata. Vor und nach jedem Versuch wurde der Öffnungsgrad der letzteren mittels Xylol nach der Infiltrationsmethode wie üblich charakterisiert.

Das für den jeweiligen Versuch bestimmte Blatt wurde in eine flache Küvette aus Spiegelglas von 80 ccm Rauminhalt plaziert; am Boden der Küvette befanden sich stets einige Tropfen Wasser, in das der Blattstiel oder die Blattbasis tauchte und das den Feuchtigkeits-

1) Lundegårdh, H., Biochem. Zeitschr. **1922**, **131**, 109 und „Kreislauf der Kohlensäure" 1924, S. 10 ff.

2) Vgl. Lundegårdh, H., Biochem. Zeitschr. **1924**, **154**, 198—199.

gehalt der am Blatte vorbeiströmenden Luft dauernd hoch hielt. Die Geschwindigkeit des durch den als Aspirator wirkenden Glockenapparat verursachten Luftstroms, der dem Versuchsobjekt jederzeit frische Außenluft und mit ihr CO_2 in konstanter Konzentration zuführte, konnte leicht mittels an den Apparat gehängter passender Gewichte nach Wunsch geregelt werden. Die Versuchsdauer wurde vom Momente des Beginnes der Luftdurchleitung bis zu ihrer Sistierung gerechnet; sie wurde mittels einer Stoppuhr auf 0',1 genau bestimmt und schwankte in den einzelnen Versuchen zwischen 4' und 13'.

Somit war den beiden oben erwähnten Hauptbedingungen weitgehend Genüge geleistet; denn als Maß der Assimilation diente ja in den vorliegenden Versuchen die Verminderung des CO_2-Gehalts der die Versuchskammer durchströmenden Luft, deren natürlicher CO_2-Gehalt durch gleichzeitige Kontrollbestimmungen ermittelt wurde. Es sei noch erwähnt, daß die Außenluft mittels eines $1-1^1/_2$ m rechtwinklig aus der Wand des Laboratoriums nach außen ragenden Glasrohrs gewonnen wurde, was ihre Reinheit, besonders bei den damals herrschenden heftigen Winden, durchaus gewährleistete.

Zwecks Herstellung der verschiedenen Temperaturbedingungen wurde die Versuchsküvette in ein rechtwinkeliges kupfernes Wasserbad plaziert, das eine Vorderwand aus Spiegelglas besaß. Mittels erwärmten oder abgekühlten Wassers, resp. Eis, wurde das Wasserbad zuerst auf die gewünschten Bedingungen eingestellt und dann erst die Küvette mit dem Blatt eingeführt, so daß zum Temperaturausgleich nur eine Zeit von wenigen Minuten benötigt wurde. Während der Versuche wurde die Temperatur sowohl des Wasserbades als auch die Innentemperatur der Küvette fortlaufend beobachtet. Die bei der Kürze der Versuchszeit stets sehr unbedeutenden Temperaturschwankungen wurden durch Zugießen von warmem oder kaltem Wasser, eventuell durch Zugabe von Eisstückchen ausgeglichen. Das Wasser wurde fortlaufend durch Hereinblasen von Luft umgerührt. Der in die Versuchskammer eintretende Luftstrom passierte zuerst eine im Wasserbad befindliche Glasspirale. Auf diese Weise gelang es, die Temperaturbedingungen in der Küvette innerhalb eines bedeutenden Bereichs (zwischen 0,6° und 40°) in den Einzelversuchen genügend konstant zu halten (s. Tab. 1 und 2).

Die Versuche wurden teils im vollen Sonnen- und Himmelslicht ausgeführt, wobei das Wasserbad dicht an das offene Fenster gerückt wurde, teils beim Lichte einer elektrischen Glühlichtlampe von 50 Kerzen in 6 cm Abstand vom Wasserbad (also zirka 8 cm von der

Vorderwand der Küvette)[1]. Die nicht näher bestimmten, auch wohl nicht besonders großen Intensitätsschwankungen des direkten Sonnenlichts dürften bei dem geringen CO_2-Gehalt der Luft von keinem wesentlichen Einfluß auf die Versuchsergebnisse gewesen sein.

Das Versuchsmaterial wurde stets etwa 1 Min. vor Beginn der Luftdurchleitung belichtet, so daß der geringe Raum der Küvette zu Beginn stets CO_2-frei war.

Sofort nach Beendigung eines jeden Versuchs wurde das Blatt der Küvette entnommen, auf den Zustand der Spaltöffnungen geprüft und sein Umriß möglichst genau mit Bleistift umzogen, um zur späteren Flächenbestimmung zu dienen.

Die auf die Versuche bezüglichen Daten sind in den Tabellen I und II zusammengestellt. Die Fig. 1 und 2 bringen den Zusammen-

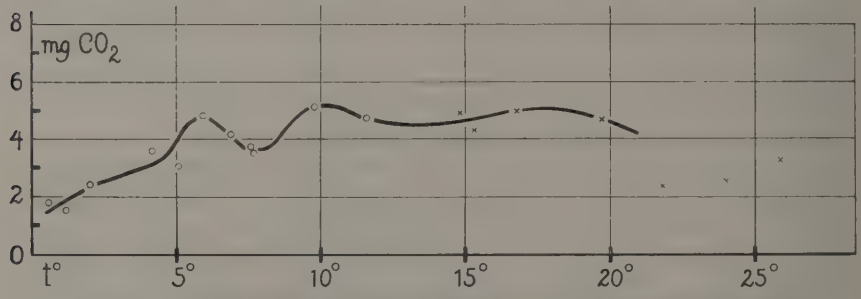


Fig. 1. Temperaturabhängigkeit der Assimilation bei elektrischem Licht.

hang zwischen Temperatur und der auf Flächen- und Zeiteinheit umgerechneten beobachteten Assimilation zur graphischen Darstellung[2].

Die Versuche bei elektrischem Licht (Tab. 1 und Fig. 1) wurden an zwei aufeinanderfolgenden (in der Figur verschieden markierten) Tagen im Temperaturbereich zwischen 0,6° und 25,9 ° C angestellt. Es werden 18 Versuche angeführt, von denen der größere Teil auf das Intervall 0°—10° entfällt. Die Dauer der einzelnen Versuche schwankte zwischen 6,5 und 13,6 Minuten. In keinem Versuch wurden mehr als 44 % der mit dem Luftstrom zugeführten Kohlensäure verbraucht (in den meisten Fällen bedeutend weniger), so daß an CO_2-Mangel nicht zu denken ist. Die Spaltöffnungen waren in

1) Über die Intensität und Zusammensetzung dieses Lichts siehe die Angaben in der nachfolgenden Abhandlung von O. Stocker, S. 356, Anm. 3.

2) Da die Schwankungen des natürlichen CO_2-Gehalts in den entsprechenden Versuchen sehr unbedeutend waren, konnte eine Umrechnung auf gleichen CO_2-Gehalt unterbleiben.

fast allen Versuchen vollgeöffnet; es ist anzunehmen, daß ihr Zustand in keinem Falle die Assimilation begrenzt hat.

Schon ein flüchtiger Blick auf Fig. 1 lehrt, daß der Einfluß der Temperatur auf die Assimilation in einer ausgesprochenen Optimumkurve zum Ausdruck kommt, was den Erfahrungen Lundegårdhs (l. c.) mit anderen Pflanzen vollkommen entspricht, aber mit den auf Matthaeis[1]) bekannten Ergebnissen fußenden, auch in den modernsten pflanzenphysiologischen Handbüchern vertretenen Anschauungen über die Temperaturabhängigkeit der Assimilation im Widerspruch steht.

Die Assimilation bei elektrischem Licht erreicht schon bei der niedrigsten Versuchstemperatur (0,6°—1,2°) einen nicht unbeträchtlichen Wert (1,5—1,8 mg), steigt erst langsam, zuletzt ziemlich schroff, bis ca. 6°, indem sie den Wert 4,80 mg erreicht, sinkt bei weiterer Steigerung der Temperatur bis 7,6° um ca. 25%, steigt wieder ziemlich

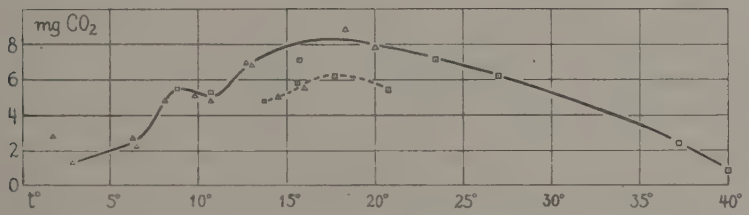


Fig. 2. Temperaturabhängigkeit der Assimilation bei Sonnenlicht.

schroff bis zu ca. 10°, indem sie einen Maximalwert (5,1 mg) erreicht und ihn im Bereiche von weiteren 10° (bis etwa 20°) mit geringen Schwankungen beibehält; es entsteht so ein breites, annähernd horizontales Optimalgebiet, dem bei weiterer Temperatursteigerung eine ausgesprochene Senkung der Assimilation folgt, die aber durch die vorliegenden Daten nicht genügend präzisiert erscheint.

Es sind also zwei ausgesprochene Temperaturoptima zu verzeichnen: ein engbegrenztes bei 6°, das wohl dem „niedrigen" Optimum Lundegardhs[2]) entspricht, und ein an Stelle eines ausgeprägten „mittleren" Optimums getretenes Optimalgebiet bei 10°—20°.

Die beiden Optima weisen eine ihrer Größenordnung nach fast identische Intensität der Assimilation auf.

---

1) Matthaei, Gabr. L. C., Philos. Transact. R. S., Ser. B. **1904, 194.** 47—105.

2) Lundegårdh, H., l. c., S. 221.

Gehen wir nun zur Betrachtung der in Tab. II und Fig. 2 wiedergegebenen Ergebnisse der im vollen Sonnenlichte ausgeführten 24 Versuche über, die ebenfalls an zwei aufeinanderfolgenden Tagen im Temperaturbereich von 1,8°—40,0° angestellt wurden. Die Versuchsdauer betrug 4,1—9,0 Minuten; auch in dieser Versuchsreihe überstieg der CO_2-Versuch nicht 45% der gebotenen Menge. Die Spaltöffnungen waren in der Mehrzahl der Versuche vollkommen geöffnet; in zwei Fällen waren sie mehr oder weniger verringert, was aber, nach anderen, bei derselben Temperatur ausgeführten Versuchen zu urteilen, von keinem bedeutenden Einfluß auf die Assimilation gewesen ist; nur der niedrigste beobachtete Assimilationswert bei 2,9° bleibt wegen des Zustandes der Stomata problematisch. Bei hohen Temperaturen (z. B. bei 37°) wurde während des Versuches ein nicht unbeträchtliches Anwelken der Blätter verzeichnet, bei dem aber die Stomata vollgeöffnet blieben; offenbar reichte die kurze Versuchszeit zu ihrer Regulation nicht aus.

Die bereits eingangs erwähnte Ungleichartigkeit des Materials kam in dieser Versuchsserie stärker zur Geltung, so daß sich die gewonnenen Ergebnisse nicht ausnahmslos gesetzmäßig fügen. Vor allem haben die älteren Blätter niedrigere Assimilationswerte ergeben, die für sich eine freilich hypothetische Kurve bilden. Die beobachteten Maximalwerte im Bereich von 15°—20° scheinen auch noch einer näheren Präzisierung zu bedürfen, ebenso wie die Assimilationswerte unter 5°. Im übrigen erscheinen die Beziehungen genügend festgelegt.

Auch bei Maximalbedingungen der Beleuchtung haben wir es, wie Fig. 2 lehrt, mit einer charakteristischen Optimumkurve zu tun, die bis ca. 6,5° sehr sanft, dann bis etwa 9° steil ansteigt und hier den Assimilationswert 5,5 mg erreicht, bei weiterer Steigerung der Temperatur bis 10,5°—11,0° um ca. 10% sinkt, um dann kontinuierlich mit der Temperatur bis 17°—18° und dem entsprechenden Maximalwert von etwa 8,0—8,5 mg zu steigen; bei 20° übersteigenden Temperaturen sinkt die Kurve gleichmäßig und kontinuierlich und erreicht bei 40° den Wert 0,86 mg.

Es sind also bei Vicia Faba auch im Sonnenlicht zwei durch ein abgeflachtes Minimumgebiet getrennte Temperaturoptima ausgeprägt: ein „niedriges“ Optimum bei 9° und ein in bezug auf den Assimilationswert das erstere etwa um 50% überragendes, breites „mittleres“ Optimum.

Ein unmittelbarer Vergleich der bei vollem Sonnen- und der bei elektrischem Lichte gewonnenen Daten (Fig. 3, voll ausgezogene und

gestrichelte Kurve) bringt einesteils die Unterschiede zwischen den beiden besprochenen Kurven, anderenteils die zwischen ihnen bestehenden Analogien zu schärferem Ausdruck. Es fällt vor allem auf, daß bei 7,5° nicht übersteigenden Temperaturen die Assimilationswerte bei niedrigerer Lichtintensität höher sind, sich aber dabei in einer Weise ordnen, die eine weitgehende Analogie mit der Temperaturabhängigkeit im Sonnenlicht aufweist; diese Analogie ist hauptsächlich in der Ausbildung des ersten Optimums bestimmt zu erblicken, weniger in dem für die Sonnenlichtversuche vielleicht experimentell nicht genügend präzisierten Verhalten bei niedrigsten Temperaturen.

Die beiden Kurven scheinen um 3° gegeneinander verschoben zu sein. Denkt man sich die „Schattenlichtkurve“ um 3° nach rechts gerückt (Fig. 3, Kreuzkurve), so fallen das „niedere“ Optimum und das darauffolgende Minimum der beiden Kurven je auf die gleichen Temperaturen, auch der Anstieg zum zweiten Optimum geschieht anfangs in

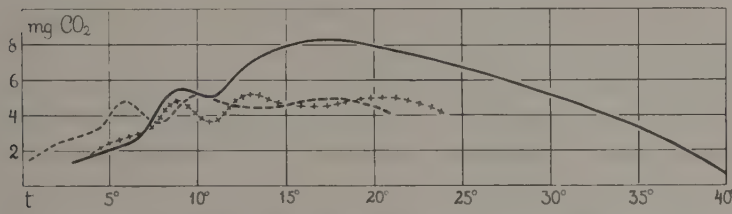


Fig. 3. Zusammenstellung der Sonnen- und der Schattenlichtkurven.

ganz analoger Weise. Dabei divergieren die beiden anfangs (bei 7,5°) zusammenfallenden Kurven bei steigender Temperatur zunehmend: der Unterschied der Assimilationswerte beträgt im ersten Optimum etwa 0,5 mg, im darauffolgenden Minimum etwa 1,5 mg, bei einer noch um 2° höheren Temperatur 1,8 mg. Bei weiterer Temperatursteigerung kommt es im Bereich des, wie bereits erwähnt, sehr ungleich ausgeprägten zweiten Optimums zu Unterschieden von 3,0—3,5 mg, d. i. rund 50% der „Schattenlichtwerte“. Außerhalb des Optimalbereichs geben beide Kurven eine analoge Senkung mit steigender Temperatur; dieser Abfall erfolgt aber bei verminderter Lichtintensität schon bei bedeutend niedrigerer Temperatur, als im Sonnenlicht.

Schließlich sei noch bemerkt, daß das Temperaturintervall zwischen dem ersten und dem zweiten Optimum, soweit die vorliegenden Ergebnisse ein Urteil darüber zu bilden erlauben, anscheinend dasselbe ist und 8—9° beträgt.

Legt man sich nun die Frage vor, inwieweit die an Vicia Faba gewonnenen Versuchsergebnisse über die Temperaturabhängigkeit der Assimilation mit dem Verhalten anderer Pflanzen übereinstimmen, so ist vor allem zu bemerken, daß wegen abweichender Methodik und Versuchsanordnung die einschlägigen Untersuchungen von Matthaei, Willstätter und Stoll, Warburg u. a. kein mit dem vorliegenden vergleichbares Material liefern konnten und daß deshalb die im obigen angeführten Ergebnisse vorerst bloß mit den unter analogen Bedingungen erhaltenen Daten Lundegårdhs (l. c.) und Johanssons[1]) verglichen werden können.

Wie von Lundegårdh ausführlich dargelegt wird, entspricht die mittels seiner Methoden studierte Temperaturabhängigkeit der Assimilation nicht der von Blackman entwickelten Lehre von den begrenzenden Faktoren, sondern komplizierteren Zusammenhängen zwischen den Versuchsbedingungen, die bei genügend weitem Temperaturbereich ihren graphischen Ausdruck stets in Optimumkurven finden. Da dies auch, wie oben dargelegt, für Vicia Faba zutrifft, so bietet ein näherer Vergleich keine Schwierigkeiten.

Je nach den Versuchsbedingungen weisen Lundegårdhs Kurven für Kartoffeln, Tomaten, Gurken und Rüben[2]) mehr oder weniger scharf ausgeprägte Optima bei 10° (erstes, „niederes" Optimum), 20° — (zweites, „mittleres" Optimum) oder 30° (drittes, „hohes" Optimum) auf. Für einen Vergleich mit den vorliegenden Versuchen an Vicia Faba kommen nur Kurven mit den ersten beiden Optima in Betracht, die auch von größerem ökologischen Interesse sind, da nur sie bei natürlichem CO_2-Gehalt zustande kommen.

Eine Gegenüberstellung der im Sonnenlicht am gleichen Ort und fast genau in derselben Jahreszeit für Solanum tuberosum[3]) und Vicia Faba gewonnenen Daten ergibt folgendes. Beide Pflanzen weisen bei natürlichem CO_2-Gehalt zwei Optima auf. Der Anstieg von den niederen Temperaturen zum ersten Optimum verläuft analog, zuerst flach, dann steil. Die Assimilationsintensität ist im niederen Optimum bei beiden Pflanzen die gleiche. Obschon für eine genauere Charakterisierung des die beiden Optima trennenden Minimums bei den Kartoffeln nicht genügend Daten vorzuliegen scheinen, so ist

1) Johansson, N., Svensk Botan. Tidskr. **1926**, **20**, 107—236 (vgl. insbesondere 197—206).

2) Für letztere sind mir die Daten leider nicht im Original zugänglich; zit. nach Johansson, l. c., S. 205.

3) Lundegårdh, l. c., Tab. XVI u. Abb. 8.

doch eine analoge Ausbildung des Minimums in beiden Fällen nicht ausgeschlossen. Das zweite Optimum ist bei den Kartoffeln schärfer lokalisiert und durch höhere (um ca 15%) absolute Assimilationswerte charakterisiert[1]). Der Abfall der Assimilation bei Temperaturen über 25° geschieht in analoger Weise. Das Temperaturintervall zwischen dem ersten und dem zweiten Optimum scheint, soweit sich auf Grund der vorhandenen Daten urteilen läßt, bei beiden Pflanzen das gleiche zu sein[2]).

Bei der in die Augen springenden Analogie im Verlauf der beiden Kurven erscheinen aber alle auf die Kartoffelblätter bezüglichen Daten (bis ca. 25°) symmetrisch um 2° in der Richtung der höheren Temperaturen verschoben[3]), was für die ökologische Charakterisierung der beiden Pflanzen gewiß von Bedeutung sein dürfte.

In den Grundzügen ist auch die für Tomaten[4]) festgestellte Temperaturabhängigkeit derjenigen bei Vicia Faba durchaus ähnlich; nur ist das noch schärfer lokalisierte, seiner absoluten Höhe nach fast mit Vicia Faba identische mittlere Optimum durch ein bedeutend größeres Temperaturintervall von dem niederen Optimum getrennt, welch letzteres bei Tomaten eine etwa um 9% höhere Assimilationsintensität aufweist als bei Vicia Faba. Dabei erscheint das niedere Optimum bei Tomaten im Vergleich mit Vicia Faba um 3° nach links, das mittlere Optimum dagegen um 2° nach rechts verschoben, das dazwischenliegende Temperaturintervall also beträchtlich vergrößert zu sein. Lundegårdh[5]) erwähnt ferner kurz seine m. W. noch nicht veröffentlichte Untersuchung über die Temperaturkurve der Assimilation bei Anemone nemorosa und sagt: „Sie hat eine ähnliche Gestalt wie bei Solanum, das Optimum liegt aber bei etwa 15°C, ferner wird bei 0° noch beträchtlich assimiliert — also offenbar eine Anpassung an das Frühlingsklima".

Johansson[6]) berichtet über Assimilationsversuche, die unter Verwendung der auch in vorliegender Untersuchung angewandten Methode an Eupteris aquilina in starkem Licht ausgeführt wurden. Da sie

---

1) Maximalwerte: bei Kartoffeln = 9,6 mg, bei Vicia Faba ≙ 8,0—8,5 mg.

2) Und zwar bei Solanum tuberosum: 20°—11° = 9°; bei Vicia Faba: 18°—9° = 9°.

3) Die minder ausführlichen Ergebnisse einer anderen Versuchsreihe Lundegårdhs (l. c., Tab. XVII) bekräftigen die im obigen betonten Analogien.

4) Lundegårdh, l. c., Tab. XX.

5) Lundegårdh, H., Klima und Boden. Jena 1925, S. 104, Anm. 1.

6) Johansson, N., l. c., S. 201.

sich indes nur auf das Intervall 11°—43° beziehen, so läßt sich über das erste Optimum, dessen Existenz bei 5°—6° [1]) wahrscheinlich erscheint, nichts Bestimmtes aussagen. Im untersuchten Bereich kommt aber ein zwischen 13,6° und 20° liegendes Optimum zur Geltung, das wohl als „mittleres" anzusehen ist. Unter günstigen Bedingungen erreicht die Assimilationsintensität bei Eupteris Werte von derselben Größenordnung, wie die bei Solanum tuberosum beobachteten Maximalwerte: ca. 10 mg.

Betrachten wir auf Grund der angeführten Daten die Temperaturbedingtheit des ökologischen (zweiten) Optimums der einzelnen Pflanzen im vollen Sonnenlicht und bei normalem CO_2-Gehalt, so ergibt sich der Schluß, daß Vicia Faba eine Mittelstellung zwischen Anemone und Eupteris einerseits, und den beiden Solanum-Arten andererseits einnimmt.

Was nun die Intensität der Assimilation von Vicia Faba im ökologischen Optimum anbelangt, so ergibt sich auch in dieser Beziehung eine Mittelstellung. In diesem Zusammenhange sei der mit wesentlich anderen Methoden gewonnenen Versuchsergebnisse Kostytscheffs [2]) gedacht, die zur Feststellung einer verdoppelten Assimilationsintensität der Leguminosen im Vergleich mit Repräsentanten anderer Pflanzenfamilien führten. Obschon ein direkter Vergleich der auf verschiedene Weise erzielten Resultate unstatthaft ist, so fällt doch auf, daß sich Vicia Faba unter ökologisch normalen Bedingungen (Sonnenlicht und normaler CO_2-Gehalt der Luft) ihrer maximalen Assimilationsintensität nach ungezwungen den anderen Pflanzen einreihen läßt und durchaus keine Ausnahmestellung einnimmt [3]). Kostytscheffs bei erhöhtem CO_2-Gehalt für Leguminosen ermittelten Werte gehören auch keiner wesentlich anderen Größenordnung an, als die von uns ermittelten (indem sie 11—12,8 mg betragen); eher sind sie niedriger, als zu erwarten wäre. Sie dürften somit nicht ihrem absoluten Ausmaß nach Interesse beanspruchen, sondern weil sie offenbar unter Bedingungen erzielt wurden, die die Assimilationsintensität

---

1) l. c., S. 203, Fig. 41.

2) Kostytscheff, S., Ber. d. d. bot. Ges. **1922**, **40**, S. 112.

3) Die maximale Intensität der Assimilation im zweiten Optimum wurde bestimmt bei:

Kartoffeln	ca. 9—10 mg	(Lundegårdh)
Tomaten	„ 8—9 „	(„)
Vicia Faba	„ 8—9 „	(Walther)
Eupteris aquilina . . .	„ 10 „	(Johansson)

einer Reihe anderer Pflanzen herabgedrückt hatten und wohl mit ungünstigen Bodenverhältnissen zusammenhingen.

Gehen wir zur Betrachtung der bei niederen Lichtintensitäten erhaltenen Daten über, die mehr oder weniger mit den für Vicia Faba bei elektrischem Licht gewonnenen vergleichbar sind, so kommen vor allem wieder Lundegårdhs Versuche in Betracht. Die mit Kartoffelblättern bei normalem CO_2-Gehalt der Luft und etwa $^1/_{25}$ des vollen Sonnen- und Himmelslichts betragender Lichtintensität ausgeführten Versuche (l. c. Tab. XVIII) haben das Material zu einer Kurve gegeben, deren durchwegs (im Vergleich zu Vicia Faba) niedrigere Werte zwei Optima erkennen lassen, von denen das erste (bei etwa 9°) durch die vorliegenden Daten unscharf charakterisiert, aber bedeutend niedriger ist, als das im Gegensatz zu Vicia Faba scharf ausgeprägte (auf 18°—19° entfallende) zweite. Das Temperaturintervall zwischen den beiden Optima beträgt ca. 9°; dabei erwies sich das zweite Optimum um ca. 60% höher, als das erste, während sie bei Vicia Faba fast die gleichen Werte aufwiesen.

Auch die mit Tomaten bei $^1/_{12}$ des vollen Sonnenlichts erzielten Daten[1]) ordnen sich zu einer Optimumkurve, die neben dem gut ausgeprägten mittleren Maximum bei ca. 20° die Existenz eines durch ein breites Temperaturintervall vom ersteren getrenntes niederen Optimums wahrscheinlich erscheinen läßt.

Die mit minder vollkommener Methodik ausgeführten Assimilationsbestimmungen Johanssons (l. c., S. 197 u. ff.), die zudem durch Spaltöffnungsbewegungen teilweise kompliziert waren, weisen für Dryopteris und Eupteris bei normalem CO_2-Gehalt und 17—35% Licht sehr beträchtliche Maximalwerte schon unter 10° auf; bei Erhöhung der Temperatur wurden fallende Assimilationswerte verzeichnet, die aber den Temperatureinfluß nicht unmittelbar widerspiegeln.

Das Verhalten von Vicia Faba bei elektrischem Licht weist also einesteils weitgehende Analogien mit demjenigen anderer Pflanzen auf, anderenteils scheint es, besonders was Ausbildung des zweiten Optimums und die relative Höhe der beiden Optima anbelangt, zur speziellen Charakteristik des Versuchsobjektes beizutragen.

In letzterer Beziehung dürfte auch eine unmittelbare Gegenüberstellung der bei verschiedener Lichtintensität und natürlichem CO_2-Gehalt ausgeführten Versuche Lundegårdhs von Nutzen sein und sich mit den oben für Vicia Faba angeführten analogen Daten vergleichen lassen.

1) Lundegårdh, l. c., Tab. XXI.

Was die relativ hohen Assimilationswerte bei niedriger Temperatur und geringer Lichtintensität anbelangt, die für Vicia Faba vermerkt wurden, so lassen Lundegårdhs unter ähnlichen Verhältnissen für Kartoffeln gewonnenen Daten (l. c., Fig. 8) die Möglichkeit analoger Verhältnisse für Temperaturen unter 4° offen; auch bei Tomaten (l. c. Fig. 10) scheint ein Überwiegen der „Schattenwerte" unterhalb 5—6° nicht ausgeschlossen, wenn auch nicht bewiesen zu sein.

Eine weitere höchst interessante Analogie kommt darin zum Ausdruck, daß sowohl bei Vicia Faba als bei Kartoffeln eine Steigerung der Lichtintensität eine wahrnehmbare Verschiebung der beiden Optima nach rechts, auf um etwa 2° höhere Temperaturen bedingt, wobei aber das Temperaturintervall zwischen den beiden Optima auch bei veränderter Lichtintensität konstant zu bleiben scheint.

Mit abnehmender Lichtintensität sinkt in allen Fällen die absolute Höhe der Assimilation sowohl im ersten als im zweiten Optimum. Bei den Kartoffeln scheint dieser Abfall aber nur wenig die relative Höhe der beiden Optima zugunsten des ersten, niederen zu verschieben, während im Gegensatz dazu bei Vicia Faba ein so beschleunigter Abfall des zweiten Optimums beobachtet wurde, daß es bei elektrischem Licht nahezu zum Ausgleich der beiden Optima kam. Das von Lundegårdh (l. c., Fig. 11) entworfene Schema scheint mit diesem Verhalten in prinzipiellem Einklang zu stehen, was auch in bezug auf den schon bei niedrigerer Temperatur einsetzenden Abfall der Assimilationsintensität bei verminderter Beleuchtung und superoptimaler Temperatur der Fall ist, eine Erscheinung, die sowohl bei Kartoffeln und Tomaten von Lundegårdh, als auch bei Vicia Faba in den vorliegenden Untersuchungen beobachtet wurde.

Es bildet also Vicia Faba auch in bezug auf den Einfluß der Lichtintensität auf die Assimilation bei verschiedenen Temperaturen ein — individueller Merkmale nicht entbehrendes — Gegenstück zu anderen Pflanzen.

Die Hauptergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Die Temperaturabhängigkeit der Assimilation von Vicia Faba bei normalem CO_2-Gehalt der Luft kam sowohl bei Sonnen- wie bei elektrischem Licht in Optimumkurven zum Ausdruck;
2. dabei wiesen die Kurven je zwei Optima auf (entsprechend dem ersten und zweiten Optimum Lundegårdhs), von denen das erste besonders scharf charakterisiert werden konnte;

3. bei höherer Lichtintensität erwiesen sich beide Optima auf um 3° höhere Temperaturen verschoben;
4. das Temperaturintervall zwischen den beiden Optima betrug dabei unabhängig von der Lichtintensität ca. 9°;
5. die relative Höhe der den beiden Optima entsprechenden Assimilationswerte erwies sich von der Lichtintensität abhängig, indem bei ihrer Erniedrigung die dem zweiten, höheren Optimum entsprechenden Werte relativ rascher sanken;
6. in bezug auf Temperaturbedingtheit des ökologischen Optimums nimmt Vicia Faba, verglichen mit anderen untersuchten Pflanzen, eine Mittelstellung ein;
7. auch der absoluten Assimilationsintensität nach (gemessen unter ökologisch normalen Bedingungen) reiht sich Vicia Faba ungezwungen den anderen Pflanzen ein, so daß die vorliegenden Ergebnisse keine Stütze für die Behauptung ergaben, daß den Leguminosen im allgemeinen eine exzeptionell hohe Assimilationsfähigkeit zukomme;
8. bei niedrigen Temperaturen erwies sich die Assimilation von Vicia Faba bei elektrischem Licht höher als im Sonnenlicht;
9. als superoptimal erwiesen sich bei elektrischem Licht niedrigere Temperaturen als im Sonnenlicht.

Tabelle I. Assimilation bei Vicia Faba. Elektr. Licht (50 Kerz.).

Nr.	Datum	Tageszeit	Temperatur in der Küvette ° C	Blattfläche qcm	CO_2-Gehalt der Luft mg pro Lit.	Durchgesaugt Luftvolumen ccm	Dauer des Versuchs Min.	CO_2 assimiliert mg		Stomata	Bemerkungen
								während der Versuchszeit pro Liter	pro 50 qcm und 1 Stunde		
1	25. VIII.	11^{22}	0,6 ± 0,05	32,6	0,538	2213	7,4	0,066	1,81	1 : 1	Material ins Labor. gebracht am 24. VIII.
2	do.	10^{55}	1,2 ± 0,1	32,6	0,538	2390	13,4	0,094	1,54	1 : 1	do.
3	do.	11^{43}	2,0 ± 0,0	27,3	0,538	2265	8,8	0,084	2,37	1 : 1	do.
4	do.	12^{17}	4,2 ± 0,1	27,8	0,538	2249	10,6	0,156	3,57	1 : 1	do.
5	do.	12^{37}	5,1 ± 0,3	21,1	0,538	2390	12,5	0,112	3,04	1 : 1	do.
6	do.	2^{45}	5,9 ± 0,1	25,1	0,538	2213	6,5	0,118	4,80	1 : 1	desgl. am 25. VIII.
7	do.	13^{22}	6,9 ± 0,1	24,5	0,538	2265	7,9	0,118	4,14	1 : 1	do.; Blatt fleckig
8	do.	15^{01}	7,6 ± 0,2	24,9	0,538	2265	8,1	0,109	3,67	1 : 2	do.
9	do.	15^{16}	7,7 ± 0,1	24,3	0,538	2249	10,8	0,139	3,57	1 : 1—1 : 2	do.
10	do.	15^{35}	9,8 ± 0,1	28,8	0,538	2390	9,4	0,193	5,11	1 : 1	do.
11	do.	16^{20}	11,6 ± 0,1	21,9	0,538	2265	9,3	0,142	4,73	1 : 1	do.; jüngeres, dickes Bl.
12	26. VIII.	15^{38}	14,8 ± 0,2	22,0	0,526	2213	7,1	0,115	4,89	1 : 1	do.
13	do.	15^{47}	15,3 ± 0,2	29,4	0,526	2265	10,1	0,193	4,30	1 : 1	desgl. am 26. VIII.
14	do.	16^{08}	16,8 ± 0,2	33,0	0,526	2249	9,6	0,233	4,96	1 : 2	do.
15	do.	16^{31}	19,7 ± 0,2	33,8	0,526	2390	8,3	0,183	4,67	1 : 1	do.
16	do.	16^{53}	21,8 ± 0,2	28,4	0,526	2213	8,2	0,081	2,36	1 : 1	do.
17	do.	17^{11}	24,0 ± 0,0	28,3	0,526	2265	13,6	0,145	2,51	1 : 1	do.
18	do.	17^{34}	25,9 ± 0,0	30,0	0,526	2249	9,3	0,135	3,26	1 : 1	do.

Tabelle II. Assimilation bei Vicia Faba. Volles Sonnen- und Himmelslicht.

Nr.	Datum	Tageszeit	Temperatur in der Küvette ° C	Blattfläche qcm	CO_2-Gehalt der Luft mg pro Lit.	Durchgesaugt Luftvolumen ccm	Dauer des Versuchs Min.	CO_2 assimiliert mg: während der Versuchszeit pro Liter	CO_2 assimiliert mg: pro 50 qcm und 1 Stunde	Stomata	Bemerkungen
1	27. VIII.	10^{32}	$1{,}8 \pm 0{,}1$	28,1	0,521	2249	5,9	0,069	2,80	1 : 1	Material ins Labor. gebracht am 26. VIII.; ältere Pflanze
2	do.	10^{48}	$2{,}9 \pm 0{,}3$	22,1	0,521	2265	8,5	0,036	1,31	f. geschl.	desgl. 27. VIII.; jüngere Pflanze
3	do.	10^{24}	$6{,}3 \pm 0{,}5$	18,8	0,521	2390	4,1	0,029	2,70	1 : 1	desgl. 26. VIII.; ältere Pflanze
4	do.	12^{28}	$6.5 \pm 0{,}3$	23,1	0,521	2390	4,0	0,029	2,24	1 : 2—2 : 3	desgl. 27. VIII.; jüngere Pflanze
5	do.	12^{40}	$8{,}1 \pm 0{,}2$	26,5	0,521	2249	8,3	0,157	4,82	1 : 1	desgl. 27. VIII.; jüngere Pflanze
6	28. VIII.	14^{51}	$8{,}8 \pm 0{,}3$	29,2	0,540	2265	8,6	0,202	5,47	1 : 1	desgl. 28. VIII.; jüngere Pflanze
7	27. VIII.	12^{55}	$9{,}8 \pm 0{,}3$	28,9	0,521	2265	8,6	0,186	5,09	1 : 1	Material am Versuchstage ins Laborat. gebracht; durchwegs jüngere Pflanzen
8	do.	12^{14}	$10{,}7 \pm 0{,}4$	29,6	0,521	2213	7,6	0,161	4,76	1 : 5	
9	28. VIII.	15^{07}	$10{,}7 \pm 0{,}3$	30,8	0,540	2249	8,5	0,205	5,29	1 : 1	
10	27. VIII.	13^{29}	$12{,}7 \pm 0{,}3$	27,1	0,521	2213	7,4	0,208	6,92	1 : 1	
11	do.	15^{02}	$13{,}0 \pm 0{,}1$	22,0	0,521	2249	9,0	0,198	6,75	1 : 1	
12	28. VIII.	14^{36}	$13{,}7 \pm 0{,}3$	32,1	0,540	2213	8,4	0,195	4,81	1 : 1	älteres Blatt
13	27. VIII.	15^{16}	$14{,}5 \pm 0{,}3$	31,4	0,521	2265	7,8	0,181	5,02	1 : 1	
14	28. VIII.	18^{09}	$15{,}6 \pm 0{,}3$	20,4	0,538	2390	8,2	0,135	5,78	1 : 1	älteres Blatt
15	do.	15^{22}	$15{,}7 \pm 0{,}4$	22,3	0,540	2390	7,8	0,172	7,08	1 : 1	
16	27. VIII.	15^{35}	$16{,}0 \pm 0{,}2$	23,3	0,523	2213	7,5	0,145	5,50	—	älteres Blatt
17	28. VIII.	15^{56}	$17{,}7 \pm 0{,}5$	27,7	0,540	2213	6,7	0,172	6,17	1 : 1	altes Blatt
18	27. VIII.	14^{41}	$18{,}3 \pm 0{,}3$	24,0	0,521	2390	7,9	0,233	8,83	1 : 1	
19	do.	16^{00}	$20{,}0 \pm 0{,}5$	24,9	0,523	2390	7,2	0,196	7,82	1 : 1	
20	28. VIII.	16^{09}	$20{,}7 \pm 0{,}6$	24,3	0,540	2265	7,9	0,154	5,44	1 : 1	altes Blatt
21	do.	16^{26}	$23{,}4 \pm 0{,}4$	24,3	0,540	2249	7,8	0,201	7,14	1 : 1	
22	do.	16^{42}	$27{,}0 \pm 0{,}2$	27,4	0,538	2390	7,5	0,179	6,24	1 : 1 (!)	
23	do.	17^{35}	$37{,}2 \pm 0{,}2$	25,6	0,538	2265	8,0	0,089	2,43	1 : 1 (!)	
24	do.	17^{51}	$40{,}0 \pm 0{,}3$	24,3	0,538	2249	7,8	0,024	0,86	1 : 1	

Untersuchungen über die Kohlenstoffernährung des Waldes.

[Aus der ökologischen Station der Hallands Väderö in Schweden.]

Von **Dániel Fehér**

(Sopron, Ungarn).

Mit 5 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Das Ziel der rationellen Forstwirtschaft ist: die wissentliche Regelung des Betriebes und die Erhöhung der Produktion.

Zur Lösung dieser Frage gehört aber in erster Reihe die Kenntnis und die exakt chemisch-physikalische Erforschung der physiologischen Gesetzmäßigkeiten des Lebens der Waldbäume in ihrer Wechselwirkung mit der chemischen Zusammensetzung und der Biologie des Waldbodens.

Wie ich bereits in unseren ersten mit Vági gemeinschaftlich durchgeführten Untersuchungen (1) ausgeführt habe, es müssen vor allem folgende wichtige Probleme dieses Arbeitsgebietes erforscht werden: 1. Die Kohlenstoffernährung des Waldes und der Kreislauf der Kohlensäure in dem Waldleben. 2. Die biologische Rolle des Lichtes bei den physiologischen Vorgängen des Waldlebens. 3. Die Biologie des Waldbodens, die Mikroflora und Fauna des Waldbodens und die Rolle derselben bei der Humusbildung und bei der Entstehung der Nährstoffe des Bodens. 4. Die biologische Rolle der Bodenazidität im Leben des Waldes und die Ermittlung der Wirkung der chemischen Zusammensetzung des Waldbodens. 5. Die Einwirkung des Wassergehaltes und der physikalischen Eigenschaften des Waldbodens auf das Leben des Waldes. 6. Die Rolle der klimatischen Wachstumsfaktoren. 7. Der gegenseitige Zusammenhang der praktischen waldbaulichen Maßnahmen mit den biologischen Faktoren des Waldlebens und dessen Ausnützung zur Steigerung des Wachstums der Bäume.

Die Resultate unserer ersten Untersuchungen, wie wir das bereits ausdrücklich betont haben, dienen vorläufig nur als Orientierung. Um zu endgültigen und praktisch verwendbaren Resultaten kommen zu

können, ist es unbedingt notwendig, die einzelnen Probleme auf breiterer Grundlage nochmals detailliert zu untersuchen.

Das nähere Ziel dieser meiner Untersuchungen war daher, den Kohlensäuregehalt der Waldluft und die Kohlensäureproduktion des Waldbodens in ihrem ökologischen Zusammenhange im Laufe von längeren Beobachtungsperioden zu untersuchen, um dadurch der Frage der Produktionserhöhung durch diesen Faktor näher treten zu können.

So lange nämlich, bis die Kohlenstoffquelle des Waldes nicht exakt untersucht ist, entbehrt jede weitere theoretische Überlegung jene feste Grundlage, die für die sichere Verwertung der gewonnenen Resultate unumgänglich notwendig ist.

II. Die CO_2-Probleme in der Forstwirtschaft.

Die Grundsubstanz des Holzkörpers, der Endeffekt der forstwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, ist die Zellulose, $_n(C_6H_{10}O_5)$. Sie enthält als ihren, auch nach der Masse wichtigsten Bestandteil den Karbon. Ihre Zusammensetzung ist die folgende:

	Reine Zellulose %:	Verholzte Zellulose %:
C	44,4	50
H	6,2	6,5
O	49,4	42
N	—	0,5—1
Aschenbestandteile . .	—	1

Die Pflanze baut ihre Zellulose im Wege der Assimilation aus der CO_2 der Luft und des H_2O des Bodens auf. Es ist daher ohne weiteres einleuchtend, daß, wenn die Kohlensäureassimilation durch die Erhöhung des CO_2-Gehaltes der Waldluft gesteigert werden könnte, dadurch die Erhöhung der Massenproduktion des Waldes theoretisch ohne weiteres durchführbar wäre.

Bis zu diesem Punkte läuft das CO_2-Problem der Forstwirtschaft parallel mit der gleichen Fragestellung der landwirtschaftlichen Produktion. Die praktische Durchführung gestaltet sich jedoch anders.

Die Erhöhung des CO_2-Gehaltes der Waldluft kann nämlich nur durch die Steigerung der Kohlensäureproduktion des Waldbodens erreicht werden. Da aber in der Forstwirtschaft die Düngung und die sonstige Bearbeitung des Waldbodens aus wirtschaftlichen und finanziellen Gesichtspunkten vorläufig nicht in Betracht kommt, so lautet hier die Problemstellung in dieser Frage wesentlich anders.

Es muß nämlich in erster Reihe entschieden werden, ob durch die Anwendung der in dem Rahmen der wirtschaftlichen Rentabilität bleibenden waldbaulichen Maßnahmen die Erhöhung des Kohlensäuregehaltes

möglich sein würde, ohne dadurch zu kostspieligen Investitionen zu gelangen, deren Rentabilität durch die Resultate der Mehrproduktionen nicht voll kompensiert werden würde.

Wir müssen daher vor allem die Kohlensäureproduktion des Waldbodens und den Kohlensäuregehalt der Waldluft in verschiedenen Höhen in ihrem Zusammenhange mit den ökologischen Standortsfaktoren und mit dem Zustande des Waldbodens untersuchen. Ist diese Frage geklärt, so müssen wir experimentell die Einwirkung des erhöhten CO_2-Gehaltes auf die Assimilation der Waldbäume untersuchen und erst nach Klarstellung dieser Frage können wir auf Grund der gewonnenen exakten Daten die praktischen Versuche in dem Walde auf breiter Basis anstellen.

Zur ersten Orientierung habe ich den Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Kohlensäuregehalt der von mir untersuchten Waldtypen berechnet und in der Fig. 1 graphisch dargestellt. Zur Grundlage diente die Formel von Mitscherlich (2):

$$\log [A-y] = \log A - Cx$$

und die Formel von Spirgatis (3) für die Berücksichtigung der Lichtintensitäten

$$\log W = 2i - 0{,}3447.$$

Zusammenfassend daher

$$\log [100 - y] = \log 100 - WX.$$

Man sieht aus den Resultaten, daß die Produktionserhöhung auf Grund dieser Theorie verhältnismäßig hohe Steigerung des CO_2-Gehaltes erfordern würde (s. Grafikon 1). Wie sich die Sache in der Wirklichkeit verhalten wird, können erst die weiteren Versuche zeigen.

III. Die Kohlensäureproduktion und die Bakterienflora des Waldbodens.

Schon im Laufe unserer ersten Untersuchungen konnten wir auf Grund der in meinem Institute*) durchgeführten Untersuchungen von Bokor (4) zeigen, daß zwischen dem Kohlensäuregehalt der unteren Schichten der Waldluft und der Bakterienflora des Waldbodens ein kausaler Zusammenhang besteht. Dieser Zusammenhang ist klar. Die CO_2-Produktion des Waldbodens ist in der ersten Reihe als das Resultat des Verwesungsprozesses aufzufassen, welcher ja durch die Bakterien indiziert wird.

*) Bot. Institut der Kön. ung. Hochschule für Berg- und Forstingenieure in Sopron.

Bei der Untersuchung dieser Frage ist auch die Beurteilung der Azidität des Bodens von großer Wichtigkeit. Mit der Erniedrigung der p_H-Werte sinkt, wie unsere Untersuchungen zeigen, ständig die absolute Anzahl der Bakterien und namentlich, wenn die Werte von p_H den Wert 4 erreichen, erfolgt eine sprunghafte Abnahme derselben.

Die Untersuchung der Bakterienflora im Zusammenhange mit den anderen biochemischen Eigenschaften des Bodens gibt uns die wichtige Grundlage zur Beurteilung der Kohlensäureproduktion des Bodens.

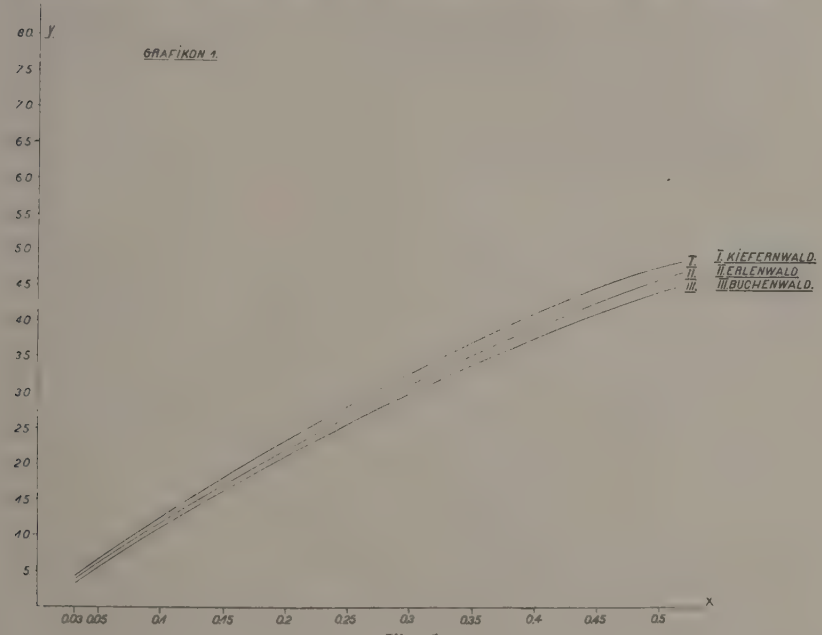


Fig. 1.

Es wurde daher meinerseits dieser Frage ein besonderes Augenmerk gewidmet und die Bodenproben sind auf meine Veranlassung von Herrn Bokor in dem bakt. Laboratorium meines Institutes gleich nach ihrer Ankunft aus Schweden untersucht worden (s. Tabelle IV).

IV. Die Diffusion der Kohlensäure in der Waldluft.

Im Laufe unserer bereits zitierten Untersuchungen haben wir überall nachweisen können, daß die Konzentration der Kohlensäure von unten nach oben ständig abnimmt. Diese Tatsache haben auch diese Untersuchungen bestätigt. Die Ursache dieser Erscheinung ist in der verhältnismäßig geringen Diffusion der Kohlensäure zu suchen. Der

Diffusionskoeffizient $\frac{\text{Luft}}{CO_2}$ beträgt nach Losschmidt (5) auf einen Luftzylinder von 1 cm² Grundfläche und 1 cm Höhe und 1 sec. bezogen 0,142.

Setzt man eine Konzentrationsdifferenz von 0,03 % bzw. 0,0003 Atm. voraus, so bekommt man

$$0.0000426 \text{ cm}^3 \text{ bzw.}$$

$$\frac{0.0000426 \times 1.9769}{1000} = 0.00008 \text{ mg } CO_2.$$

Unter dieser Bedingung geht daher durch 1 m² = 10.000 cm² Fläche 0.8 mg in 1 sec. oder 2.88 g in einer Stunde.

In der Wirklichkeit sind jedoch die Konzentrationsunterschiede bedeutend geringer.

Zur raschen Ermittlung der Diffusionskoeffizienten K_x haben wir folgende allgemeine Gleichung aufgestellt:

$$K_x = K \frac{C_o - Cn}{100 \times n}$$

wo K_x den gesuchten Diffusionskoeffizienten auf 1 cm² in 1 sec., K den Diffusionskoeffizienten $\frac{\text{Luft}}{CO_2}$ 1 cm², 1 sec. bei 1 Atm. Druck, C_o und C_n die gemessene Konzentration der CO_2 in Volumenprozenten über der Erdoberfläche und den höchsten Luftschichten gemessen bedeutet.

Rechnet man nun die Diffusionskoeffizienten der untersuchten Waldtypen aus, so bekommt man folgende Resultate:

Tabelle I. A. Erlenwald.

Höhe	CO_2-Gehalt in mg pro Liter	% Konzentration	Unterschied	Diffusionskoeffizient
0,3 m	0,641	0,033	—	
3,0 m	0,578	0,031	0,002	0,0000000105
9,0 m	0,537	0,029	0,002	0,000000004685

Tabelle II. B. Buchenwald.

Höhe	CO_2-Gehalt in mg pro Liter	% Konzentration	Unterschied	Diffusionskoeffizient
0,3 m	0,779	0,042	—	
3,0 m	0,748	0,040	0,002	0,0000000105
9,0 m	0,669	0,036	0,004	0,00000000946

Tabelle III. C. Kiefernwald.

Höhe	CO_2-Gehalt in mg pro Liter	% Konzentration	Unterschied	Diffusionskoeffizient
0,3 m	0,707	0,038	—	
3,0 m	0,677	0,036	0,002	0,0000000105
9,0 m	0,627	0,033	0,003	0,00000000710

Man sieht daher, daß die Diffusionskoeffizienten und damit die Diffusionsgeschwindigkeit, nach oben gerechnet, ständig abnimmt und in-

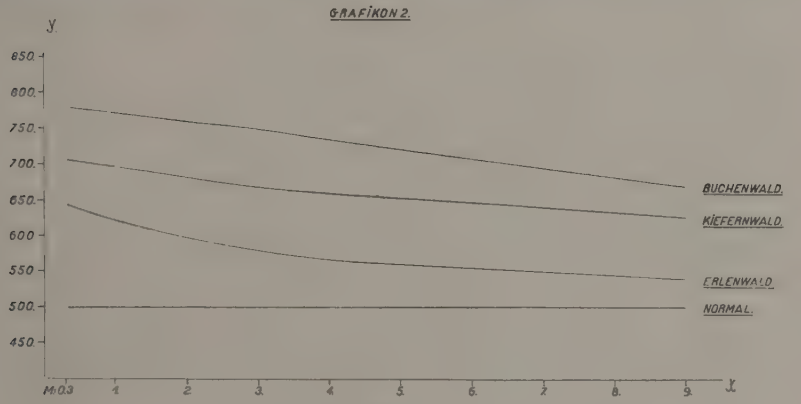


Fig. 2.

folgedessen der Kohlensäuregehalt der unteren Luftschichten ständig zunehmen wird.

Der Ausgleich kann daher nur durch den Wind oder durch Temperaturwirkung beschleunigt werden. Das Diffusionsgefälle der drei Waldtypen zeigt Grafikon. 2.

Man kann daraus leicht ersehen, daß das Diffusionsgefälle in allen drei Waldtypen annähernd das gleiche bleibt.

V. Methodik.

Im Laufe meiner Untersuchungen sind folgende biologische Faktoren untersucht worden:

1. Kohlensäuregehalt der Waldluft. Die Entnahme der Proben erfolgte durch eine an einer tragbaren Stange montierte Glasrohrleitung in drei Glockenapparaten nach Lundegärdh (6, S. 10). Die Proben wurden aus den Höhen von 0.3, 3 und 9 Om Höhe entnommen.

Die höchste Mündung der Rohrleitung lag gewöhnlich im Niveau der unteren Hälfte der Baumkronen. Zur Absorption wurde etwa $\frac{n}{50}$ Barytlauge verwendet, die dann mit $\frac{n}{40}$ HCl und Phenolphthalein titriert wurde. Die Absorptionszeit war in der Regel ca. 2 Stunden.

2. Kohlensäureproduktion des Waldbodens. Die Bestimmung erfolgte mit den Bodenatmungsglocken und dem volumetrischen Apparat von Lundegårdh (6, S. 147; 7, S. 203). Ich habe die Luft gewöhnlich in zwei Bodenatmungsglocken gleichzeitig gesammelt und gewöhnlich zwei Parallelbestimmungen gemacht.

3. Bodentemperatur gemessen mit Thermometer in der obersten Bodenschicht.

4. Lufttemperatur gemessen mit Thermograph.

5. Luftfeuchtigkeit gemessen mit Hygrograph.

6. Lichtintensität ermittelt mit dem Graphoskop Langer.

7. Windstärke gemessen mit einem Anemometer.

8. Bakteriengehalt nach physiologischen Gruppen. Ermittelt mit einer Methode von Bokor, die das selektive Verfahren mit dem elektiven vereinigt.

9. Azidität in drei Tiefen, und zwar in der Bodenoberfläche, 20 bis 30 cm und 30—50 cm Tiefe, gemessen mit der kolorimetrischen Methode nach Michaelis.

10. Humusgehalt des Bodens. Bestimmt durch Oxydation mit $C_2Cr_2O_4$.

11. Wassergehalt des Bodens, bezogen auf ständiges Gewicht des Bodens. Die Messungen zu 1—7 habe ich täglich 8—9 Uhr früh, 12 bis 1 Uhr mittags und 5—6 Uhr nachm. vorgenommen. Die Grafikone sind auf Grund der Tagesmittel berechnet.

VI. Beschreibung der Waldtypen.

A. Erlenwald.

Steht an der Südwestseite des Waldkomplexes von Halland-Väderö auf sumpfigem, humusreichem, bereits in Vertorfung begriffenem Sumpfboden (Kapellhamns-Sumpf, s. die Karte in Fig. 1 des vorstehenden Aufsatzes von Lundegårdh, S. 190). In der ersten Woche der Beobachtung kam das Grundwasser noch überall zum Vorschein. Unter der eigentlichen sauren Torfschicht des Sumpfes liegt der abwechselnd aus Sand und Lehm bestehende Boden, dem als Unterlage das Urgestein der Hallands Ås (Gneis) dient.

In der Umgebung meiner Arbeitsstelle kamen hauptsächlich folgende Pflanzen vor: Caltha palustris, Dryopteris austriaca, Dryopteris spinulosa, Iris pseudacorus, Oxalis acetosella, Viola silvestris, Lysimachia vulgaris, Rubus plicatus, Rubus Thunbergii, Melandryum dioicum, Deschampsia flexuosa, Leucobryum glaucum, sowie Dicranum- und Hypnum-Arten.

Der Wald bestand nach Mischungsverhältnis in der Umgebung meiner Arbeitsstätte schätzungsweise aus folgenden Baumarten:

0.9 Alnus glutinosa
0.08 Sorbus aucuparia
0.02 Quercus pedunculata
Bestandesschluß ca. 0.7—0.8. —

Tabelle IV. Ergebnisse der bakteriologischen Untersuchung.
Drei Bodenproben von Hallands-Väderö (Schweden).
Keimzahlen pro Gramm feuchter Erde.

	Biogene Eigenschaften der Bodenbakteriengruppen	Buchenwald (Humusboden)	Erlenwald (Humusboden)	Kiefernwald (Sandboden)
1.	Reaktion des Bodens	mäßig sauer	sauer	sauer
	Bodenoberfläche	5,2	4,0—4,1	4,2
2.	Austauschazidität			
	ph. = 20—30 cm	5,2	4,3—4,4	4,3
	30—50 „	4,8	4,4—4,6	4,4
	Bodenoberfläche	6,2	4,3	5,2
3.	Aktive Azidität ph. = 20—30 cm	6,5	4,4	5,4
	30—50 „	6,5	5,2—5,4	5,6
4.	Wassergehalt in Gewicht % . .	34%	56%	2,1%
5.	Humusgehalt in Gewicht % . .	4,2%	8,6%	0,5%
6.	Auf Agarplatte gedeihend . . .	5 500 000	3 200 000	1 650 000
7.	Auf Gelatineplatte gedeihend .	6 000 000	2 500 000	1 300 000
8.	Anaerob Zuckeragar hoher Schicht	3 000 000	5 000 000	500 000
9.	Aerobe stickstoffbindende Bakterien	10	—	—
10.	Anaerobe stickstoffbindende Bakterien	10 000	1 000	100
11.	Nitrifizierende Bakterien . . .	10	10	—
12.	Denitrifizierende Bakterien . .	10 000	10 000	10 000
13.	Anaerobe Zellulosevergärerbakterien	10 000	1 000	1 000
14.	Aerobe Zellulosevergärerbakter.	1 000	100	1 000
15.	Aerobe Eiweißzersetzerbakterien	100 000	10 000	10 000
16.	Aerobe Pektinvergärerbakterien	100 000	10 000	10 000
17.	Anaerobe Pektinvergärerbakter.	1 000 000	100 000	10 000
18.	Harnstoffvergärer	1 000 000	100 000	10 000
19.	Anaerobe Buttersäurebazillen .	1 000 000	100 000	10 000
20.	CO_2-Produktion pro Stunde und m^2 in Grammen	8,7	2,37	2,98

Das Alter der Bäume dürfte nach meiner Schätzung ca. 60 bis 80 Jahre betragen.

Die Zusammenfassung meiner Beobachtungsresultate bezüglich der Kohlensäureproduktion des Bodens und des Kohlensäuregehaltes der Waldluft enthält Grafikon 3.

Die charakteristischen Durchschnittswerte zeigt Tabelle V.

Tabelle V.

Waldtyp	Datenbezeichnung	Etwa 20—30 cm über der Bodenoberfläche	3,00 m Höhe	9,00 m *) Höhe	Beobachtungsdauer	Anzahl der Analysen: Luft	Anzahl der Analysen: Boden
Erlenwald (Alnus glutinosa) Alter etwa 60 bis 80 J. Sumpfboden	CO_2-Gehalt, mg pro Liter	0,641	0,578	0,537	1926 19. VI. bis 7. VII.	111	31
	CO_2 %	0,033	0,031	0,029			
	CO_2-Faktor, bezogen auf 0,03 %	+ 10 %	+ 3,3 %	− 3,3 %			
Kiefernwald (Pinus silvestris) Alter etwa 70 bis 80 J. Sandboden	CO_2-Gehalt, mg pro Liter	0,707	0,677	0,627	28. VIII. bis 11. IX.	75	44
	Co_2 %	0,038	0,036	0,033			
	CO_2-Faktor, bezogen auf 0,03 %	+ 26 %	+ 20 %	+ 10 %			
Buchenwald (Fagus silvatica) Alter ca. 100 J. Sandboden	CO_2-Gehalt, mg pro Liter	0,779	0,748	0,669	14. VII. bis 3. VIII.	129	85
	CO_2 %	0,042	0,040	0,036			
	CO_2-Faktor, bezogen auf 0,03 %	+ 40 %	+ 33 %	+ 20 %			
						315	160
						475	

Bezüglich der Bakterienflora s. Tabelle IV.

Die Kohlensäureproduktion des Bodens wurde infolge gewisser technischer Schwierigkeiten erst am Ende der Beobachtungsperiode gemessen. Ihre Werte sind die folgenden:

Erlenwald	Datum	1926. 1. VII.	2. VII.	3. VII.	4. VII.	5. VII.	6. VII.
	Mittel des CO_2 Prod. gr. pro m^2 und Stunde	1,58	1,47	2,89	2,24	2,47	3,58
	Bodentemperatur	17° C	16,8°	16°	16,2°	16,6°	17°

*) Das Ende der Rohrleitung lag ungefähr im Niveau der unteren Hälfte der Baumkronen.

Die Entwicklung der Bakterienflora in ihrem Zusammenhange mit der Kohlensäureproduktion des Bodens zeigt recht interessante Tatsachen.

Der Boden des Erlenwaldes weist nämlich im Verhältnis zum Kiefernwald eine relativ hohe Bakterienzahl und verhältnismäßig geringe Kohlensäureproduktion auf. Die Erklärung gibt dafür der hohe Wassergehalt, der ja die gute Durchlüftung verhindert und dadurch das Gedeihen der anaeroben Bakterien fördert. Das Resultat ist der hohe Gehalt an saurem Humus. In diesem Fall wird daher durch den hohen Wassergehalt des Sumpfbodens die intensive Arbeit der Bakterien ver-

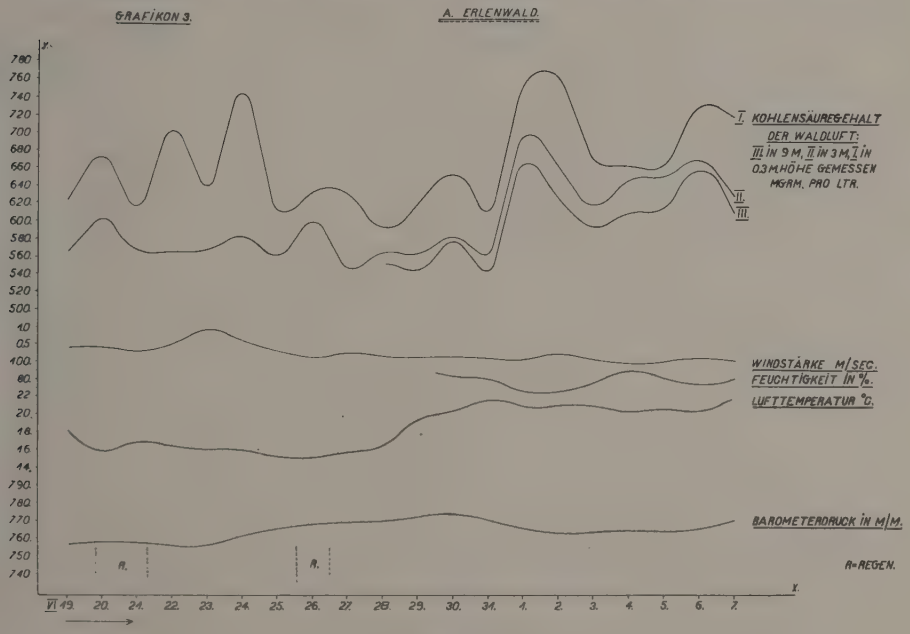


Fig. 3.

hindert. Die absolute Anzahl der Bakterien ist daher für die Beurteilung ihrer Tätigkeit nicht immer charakteristisch. Es müssen auch die physiologischen Gruppen der Bakterien und die biochemischen Eigenschaften des Bodens in ihrer gegenseitigen Wechselwirkung erwogen werden. Die Azidität des Bodens ist, wie das zu erwarten war, recht groß.

B. Buchenwald.

Liegt in der Nähe von der Sandhamnbucht am nordöstlichen Teile der Insel. Die Humusdecke ist unberührt und infolge des guten

Bestandesschlusses nur ganz sporadisch mit Bodenpflanzen bedeckt. In der Nähe meines Arbeitsplatzes fand ich folgende Arten: Anemone nemorosa, Trientalis europaea, Oxalis acetosella, Majanthemum bifolium, an nassen Niederungen Aspidium-Arten.

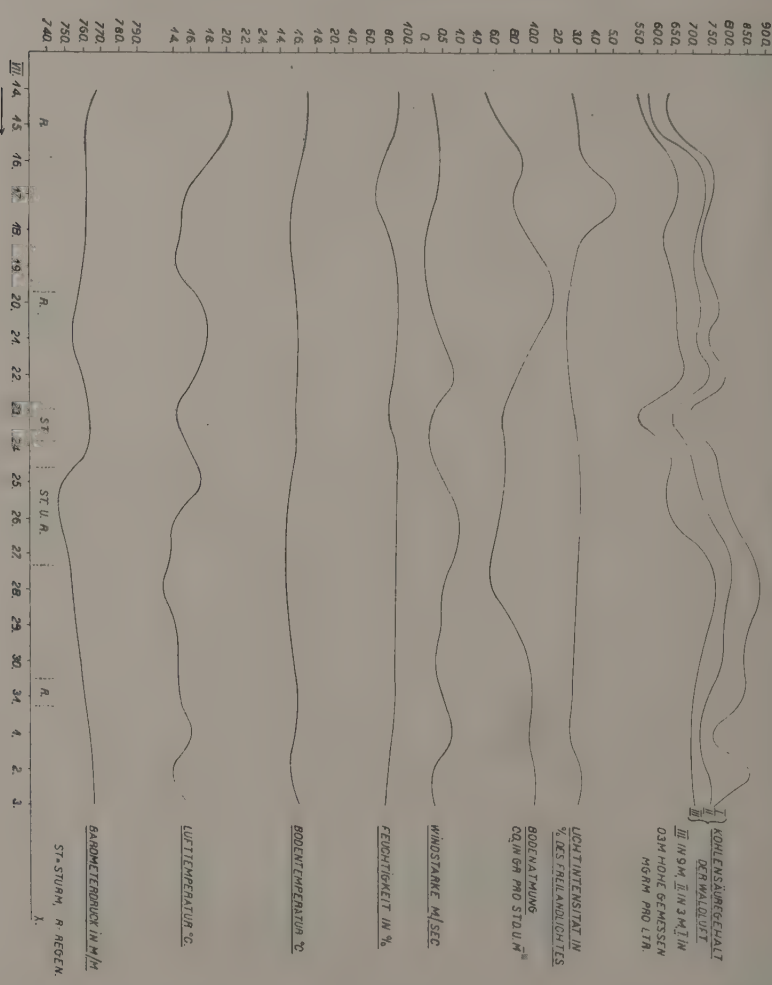


Fig. 4.

Schon die Untersuchung der Humusdecke zeigt es an, daß hier der Verwesungsprozeß sich recht intensiv gestaltet. Trotz der Unberührtheit der Waldstreu bleibt hier die Humusdecke relativ dünn. Ihre Decke variiert zwischen 6—12 cm; ungefähr 20 cm unter derselben erreicht man die Sandschicht, die in 60—80 cm Tiefe auf dem Urgestein liegt.

Der Bestand ist rein und besteht vorwiegend aus Fagus silvatica. Das Alter der Bäume dürfte nach meiner Schätzung um 100 Jahre variieren. Bestandesschluß ist ca. 0,9. Der Boden ist nur mäßig sauer und hat eine recht üppige Bakterienflora, die intensive Tätigkeit entwickelt, da die Durchlüftung des Bodens leicht vonstatten geht.

Diesem Umstand entspricht auch die intensive Kohlensäureproduktion. Die Daten zeigt Grafikon 4 und die Tabelle IV und V.

C. Kiefernwald.

Liegt westlich am Wege nach Sandhamn, ungefähr in der Höhe des Buchenwaldes und in der unmittelbaren Nähe desselben. Reiner Bestand von Pinus silvestris auf Sandboden. Der Bestandesschluß ist im Durchschnitt ca. 0,7—0,8, Alter schätzungsweise 70—80 Jahre. — Der Boden wird stellenweise mit Vaccinium, Oxalis und Melandryum-Arten, vorwiegend aber mit einer Grasflur und an vielen Stellen mit Moosen bedeckt (Polytrichum usw.). Trotz der relativ niedrigen Bakterienzahl findet man da einen auffallend intensiven Verwesungsprozeß, der sich infolge der guten Durchlüftung des Bodens einstellt. Entsprechend diesem Umstande ist der Humusgehalt des Bodens recht niedrig, weil die Pflanzenreste durch den intensiven Verwesungsprozeß rasch verbraucht werden. Die Details enthält Grafikon 5 und die Tabellen IV und V.

Der Einfluß der ökologischen Faktoren.

Wie die Grafikone zeigen, kann man einwandfrei nur die unmittelbare Wirkung der Kohlensäureproduktion des Bodens auf den CO_2-Gehalt der Waldluft nachweisen. Untersucht man nun die Einwirkung der klimatischen Faktoren, so findet man keinen scharf ausgeprägten Zusammenhang zwischen ihnen und der Kohlensäureproduktion des Bodens und dem Kohlensäuregehalt der Waldluft. Nur den Einfluß der regnerischen Perioden kann man deutlich nachweisen. Die Maxima des CO_2-Faktors fallen fast immer mit regnerischen Perioden zusammen. Das Wasser ist ja ein unentbehrlicher Faktor bei den Verwesungsprozessen der Humusdecke und namentlich der in den trockenen Perioden abfallende Regen übt eine sehr günstige unmittelbare Wirkung auf die Kohlensäureproduktion des Waldbodens aus. Der Kohlensäuregehalt der Waldluft wird in den Regenperioden ebenfalls höher.

Die Lufttemperatur übt nach meinen Beobachtungen keinen entscheidenden Einfluß aus, ihre Wirkung kann aber immerhin im großen

und ganzen nachgewiesen werden. Das gleiche gilt auch von der Bodentemperatur. Dieser letztere Umstand wird leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß die Werte der Bodentemperatur sich in der relativ warmen Vegetationsperiode zwischen recht engen Grenzen bewegen. Der Ein-

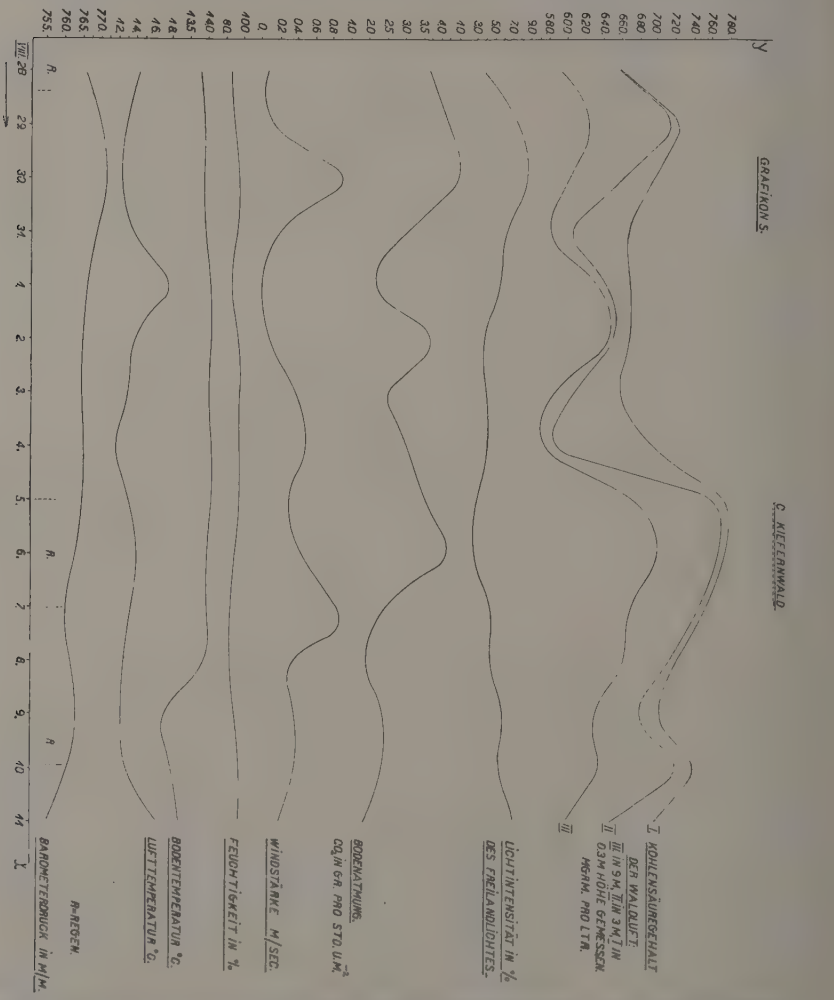


Fig. 5.

fluß der Bodentemperatur dürfte sich wahrscheinlich erst nach beträchtlichem Sinken derselben einstellen. Diesbezüglich konnte ich keine Beobachtungen ausführen. Ich beabsichtige, diese Frage im nächsten Frühjahr und Herbst zu untersuchen. Der Wind wird zwar in dem Bestande stark abgeschwächt, man kann aber seine Wirkung immerhin nachweisen.

Durch stärkere Winde wird nämlich die Diffusion der Kohlensäure nach aufwärts beschleunigt, die dann auch die Intensität der Kohlensäureproduktion des Waldbodens erhöht.

Der Luftdruck wirkt nur indirekt durch den Zusammenhang der barometrischen Depressionen mit den Regenperioden.

Die Rolle der Bodenazidität.

Wie wir heute wissen, können sich bei Aziditätsgraden, wo die landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung bereits unmöglich wird, die Waldbäume ungestört entwickeln. (Siehe 1.) Sie haben sich dem sauren Waldboden angepaßt. Die Entwicklung der Bakterienflora des Waldbodens ist dagegen, wie auch unsere früheren Beobachtungen zeigen, von deren jeweiligem Aziditätsgrad in hohem Maße abhängig, und namentlich dann, wenn die p_H-Werte unter 4 sinken, eine rapide Abnahme aufweist. Da aber die Kohlensäureproduktion des Waldbodens hauptsächlich von der Arbeit der Bakterien abhängt, so spielt naturgemäß in dem Leben des Waldes die Azidität eine nicht zu unterschätzende Rolle. In Übereinstimmung mit anderen Resultaten und mit den Ergebnissen unserer früheren Untersuchungen wird der Boden der Laubwälder, wenn hier keine saure Humusbildung (Sumpfboden) auftritt, gewöhnlich nicht so sauer, wie der Boden der Nadelhölzer. Zu diesem Behufe gibt da der Vergleich zwischen dem von mir untersuchten Buchenwald und Kiefernwald ein ausgezeichnetes Beispiel. Obwohl beide in unmittelbarer Nähe auf gleichem Boden gewachsen, zeigen sie einen gewaltigen Unterschied in dem Aziditätsgrad, in der Bakterienzahl und in der Kohlensäureproduktion des Bodens.

Die alte Erfahrung der praktischen Forstwirtschaft, daß die Beimischung von Laubhölzern die Lebensbedingungen und das Wachstum der Nadelholzwälder stark verbessern, steht jedenfalls mit diesen biologischen Faktoren in kausalem Zusammenhang.

Ich muß jedoch auch hier betonen, daß bei der Beurteilung dieser Frage womöglich sämtliche wichtigen biologischen Faktoren in Betracht gezogen werden müssen. In diesem Belange zeigt uns der Erlenwald ein recht eindrucksvolles Beispiel. Die absolute Mehrzahl der Bakterien ist nicht immer ausschlaggebend, man muß sie nach physiologischen Gruppen untersuchen und bei der Beurteilung ihrer Wirkung mit die Durchlüftung des Bodens untersuchen.

Ich möchte mich auch in dieser Hinsicht vorläufig der weiteren Folgerungen enthalten und in jenen Rahmen bleiben, die mir die er-

mittelten tatsächlichen Resultate vorzeichnen. Eine weitgehende Verallgemeinerung dieser Gesetzmäßigkeiten werde ich wahrscheinlich erst später nach Fortsetzung meiner Untersuchungen aussprechen dürfen.

Die forstwirtschaftliche Bedeutung der Resultate.

Wie ich bereits besprochen habe, muß es vorerst entschieden werden, ob durch rentable waldbauliche Maßnahmen der Kohlensäuregehalt der Waldluft erhöht werden könnte.

Meine Beobachtungen zeigen, daß die Konzentration der Kohlensäure von unten nach oben infolge der langsamen Diffusion rasch abnimmt. So, daß über 3—4 m Höhe selbst in dem Buchenwalde, der über recht intensive Kohlensäureproduktion verfügt, die Werte des CO_2-Faktors in dem Niveau der assimilierenden Blätter recht niedrig bleiben (s. Tabelle IV). Ich muß daher in Übereinstimmung mit meinen früheren Untersuchungen auch jetzt betonen, daß die Erhöhung des CO_2-Faktors in den mittelalterigen oder älteren Beständen bei relativ gutem Zustande des Bodens nur durch kostspielige Düngung erhöht werden könnte. Durch die heutigen Methoden des Waldbaues wäre jedenfalls eine wesentliche Steigerung kaum möglich.

Wie die Erhöhung des Kohlensäuregehaltes das Wachstum der Waldbäume quantitativ beeinflußt, ist experimentell noch nicht untersucht worden. Ich hoffe, daß meine weiteren Untersuchungen auch in dieser Frage Klarheit schaffen werden.

So lange, bis diese Frage nicht beantwortet wird, müssen wir sehr vorsichtig vorgehen, weil durch übereilte kostspielige Maßnahmen die Rentabilität des Betriebes stark gefährdet werden würde.

Eins ist jedoch klar: die Erhaltung des guten Zustandes des Waldbodens ist von großer Wichtigkeit, namentlich für die jungen Bestände der natürlichen Verjüngung, die im Genusse des hohen CO_2-Gehaltes der unteren Luftschichten stehen.

Und eben darum: bei Waldböden, die sich in schlechtem Zustande befinden, müßte man trachten, auch mit einfachen Maßnahmen den Bodenzustand derart zu verbessern, daß die Kohlensäureproduktion und der Luftkohlensäuregehalt erhöht und dadurch ein besseres Wachstum der Bestände erreicht werden könnte. Man darf jedoch die Einwirkung des CO_2-Faktors nie isoliert erwägen. Es müssen immer die anderen Faktoren: Nitrifikation, Humusbildung, Wasserfaktor usw. mit einbezogen werden, die ja mit der Verbesserung des Bodenzustandes ebenfalls günstiger gestaltet werden.

Wie meine Resultate zeigen, dem CO_2-Problem dürfte in absehbarer Zeit in der rationellen Forstwirtschaft nur bei der Aufbesserung der schlechten Waldböden eine Bedeutung zukommen.

Zusammenfassung der Resultate:

1. Zwischen Bodenatmung und Kohlensäuregehalt besteht, wie es zu erwarten war, ein fester Zusammenhang. Der Kohlensäuregehalt der Waldluft wird durch die jeweilige Bodenatmung bedingt.
2. Der Kohlensäuregehalt der aufeinanderliegenden Luftschichten ist ebenfalls in ursächlichem Zusammenhang und zwar derart, daß die Konzentration von unten nach oben ständig abnimmt. Das Diffusionsgefälle war bei den untersuchten Waldtypen annähernd gleichmäßig.
3. Die Bodenatmung und der damit eng zusammenhängende Kohlensäuregehalt der Waldluft wird von der Azidität des Waldbodens entscheidend beeinflußt. Mit der Erhöhung der Azidität, und mit der Erniedrigung der p_H-Werte nimmt die Intensität der Bodenatmung und damit der Kohlensäuregehalt der Waldluft ständig ab.
4. Die beeinflussende Wirkung der Azidität ist aller Wahrscheinlichkeit nach durch die Wirkung derselben auf das Mikrobenleben des Waldbodens bedingt.
5. Betreffs der Beurteilung der Kohlensäureproduktion des Waldbodens kann daher sehr gut die Azidität als orientierender Indikator benutzt werden.
6. Der Kohlensäuregehalt der Waldluft erreicht trotz der beträchtlichen Bodenatmung auch bei den optimalen Werten derselben, namentlich in den Höhen von 3 und 9 m, nur relativ geringe Werte, so daß der Wert des CO_2-Faktors sich recht niedrig gestaltet.
7. Ich kann daher nicht umhin, in Übereinstimmung mit meinen früheren Untersuchungen auch jetzt meiner Meinung Ausdruck zu geben, daß die Erhöhung des Kohlensäuregehalts bei Waldböden, die sich in relativ gutem Zustande der Kohlensäureproduktion befinden, mit normalen waldbaulichen Maßnahmen sehr schwer möglich sein wird.
8. Bei stark sauren Waldböden kann jedoch die Besserung des Bodenzustandes auch in der Kohlenstoffernährung des Bestandes

günstigere Bedingungen schaffen. Man muß daher bei der Beurteilung dieser Frage zwischen guten und schlechten Waldböden scharf unterscheiden.

9. Die Besserung des Bodenzustandes und der damit zusammenhängenden Bodenatmung dürfte besonders bei der Anwendung der natürlichen Verjüngungsmethoden in der praktischen Forstwirtschaft, namentlich bei der Kohlenstoffernährung der jungen Bestände, die ja im Genuß der relativ kohlensäurereichen unteren Luftschichten stehen, eine recht wichtige Rolle spielen.
10. Von den klimatischen Faktoren konnte ich ganz besonders den Einfluß von regnerischen Perioden auf die Kohlensäureverhältnisse des Waldes nachweisen. Die Optima der Bodenatmung und des CO_2-Gehaltes fallen gewöhnlich in die Regenperioden.
11. Es konnte auch im großen und ganzen der steigernde Einfluß der Lufttemperatur und des Windes nachgewiesen werden.
12. Die Bodentemperatur ist in der Sommerzeit verhältnismäßig sehr geringen Schwankungen unterworfen und bleibt gewöhnlich ohne stark ausgeprägten Einfluß.

    Die Wirkung der einzelnen klimatischen Faktoren darf jedoch recht vorsichtig beurteilt werden, weil sie sich auch gegenseitig stark beeinflussen und dadurch die gegenseitige Korrelation äußerst kompliziert gestalten.
13. Die größte Intensität der CO_2-Produktion wird bei der größten Bakterienzahl erreicht, wenn zwischen diesen die aeroben Bakterien vorherrschen.
14. Es ist unbedingt notwendig, daß auch bei hoher Bakterienzahl der Boden gut durchgelüftet wird und O in genügender Menge erhält. Der sumpfige Erlenwald zeigt zwar hohe Bakterienzahl, aber der Wert der CO_2-Produktion bleibt ungenügend, weil infolge des relativ hohen Wassergehaltes (56 %) die anaeroben Bakterien vorherrschen.
15. Der Kiefernwaldboden ist reiner Sand. Dementsprechend sind hier die Verhältnisse wesentlich anders geartet. Hier findet man ziemlich intensive CO_2-Produktion bei relativ geringer Gesamtzahl der Bakterien. Dieser Umstand zeigt auf den raschen Verwesungsprozeß im Boden. Der Gehalt an organischen Material bleibt gering, weil zu dem Verwesungsprozeß Luft bzw. O in genügender Menge zur Verfügung stehen und das Wasser von den Bodenpartikelchen nur in geringem Maße

zurückgehalten wird. Charakteristisch ist für diesen Boden die intensive Bakterienarbeit, die sich in der verhältnismäßig hohen CO_2-Produktion äußert und allmählich zur Verminderung des Humusgehaltes führt.

16. Die Anzahl der aeroben zellulosezersetzenden Bakterien ist proportional mit der CO_2-Produktion des Bodens.
17. Bei der Beurteilung der biologischen Wirkung der Bakterientätigkeit müssen wir daher zwischen den leichten Sand und humusreichen Böden scharfen Unterschied machen.
18. Für die CO_2-Produktion des Waldbodens ist daher im Interesse der Produktionserhöhung der Wälder von großer Bedeutung, bei der Anwendung der praktischen wirtschaftlichen Maßnahmen die gute Durchlüftung der Böden zu berücksichtigen und dieselbe möglichst mit entsprechender Bodenbearbeitung zu steigern.

Die finanzielle Unterstützung zu dieser Arbeit verdanke ich dem International Education Board. Es ist eine angenehme Pflicht für mich, dem Board und insbesondere dem Herrn Direktor Hutchison für seine Unterstützung meinen besten Dank auszusprechen.

Desgleichen danke ich meinen beiden Assistenten, den Herren Ing. Rudolf Bokor und Ing. Géza Sommer, für ihre Unterstützung bei der chemisch-bakteriologischen Bodenuntersuchung und technischen Ausführung.

Literatur.

1) Fehér u. Vági, Biochemische und Biophysikalische Untersuchungen über die Einwirkung einiger wichtiger biologischer Faktoren des Waldes auf das Leben und Wachstum der Waldbäume. Forstliche Versuche 1926, Bd. XXVIII, Sopron. Siehe dort die ausführliche Literatur.
2) Mitscherlich, Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren. Landw. Jahrb. 1921, 56.
3) Spirgatis, Untersuchungen über den Wachstumsfaktor Kohlensäure. Botan. Archiv 1923.
4) Rudolf Bokor, Untersuchungen über die Mikroflora der Waldböden. Forstliche Versuche 1926, Bd. XXVIII, Sopron.
5) Landolt-Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen.
6) Lundegårdh, Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924.
7) — Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Bioch. Zeitschrift 1924, Bd. 154.

Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten.

Ein Beitrag zur experimentellen Ökologie und Geographie der Flechten.

[Aus der Ökologischen Station der Hallands Väderö, Schweden.]

Von **Otto Stocker**
(Bremerhaven).

Mit 17 Abbildungen im Text.

Unsere heutigen Kenntnisse der Physiologie und Ökologie der Flechten zeigen einen bedauerlichen Tiefstand. Um das zu erkennen, braucht man z. B. nur einen Blick in die neueste Zusammenfassung unserer Flechtenkenntnisse zu werfen, die Tobler in seinem dankenswerten Buch gegeben hat.

Während in den beiden Jahrzehnten von 1870—1890 die Flechten im Mittelpunkt des botanischen Interesses standen und die besten Köpfe dieser Zeit, man braucht nur an Namen wie De Bary, Schwendener, Stahl, Bonnier, Beyerinck u. a. zu erinnern, mit den besten Methoden morphologischer und physiologischer Untersuchungen die Natur und das Wesen der Flechtensymbiose zu ergründen suchten, weist die darauffolgende Zeit kaum ein Dutzend Arbeiten auf, die von einem allgemeineren Gesichtspunkt aus Neues brachten und wertvoll erscheinen. Unter den Arbeiten, die, von morphologischen Untersuchungen einerseits und sorgfältiger Beobachtung in der Natur andererseits ausgehend, unsere Kenntnisse von der Ökologie der Flechten wesentlich bereicherten, ragen diejenigen von Reinke, Bachmann und Bitter hervor. Mit Versuchen, durch Reinkultur von Pilz und Flechte zu einer Vertiefung unserer physiologischen Kenntnisse zu kommen, hat sich in neuerer Zeit vor allem Tobler abgegeben; aber im ganzen steckt dieser aussichtsreiche Weg doch noch immer in den ersten Anfängen. Nicht viel besser steht es mit der exakt experimentellen Untersuchung der Physiologie und Ökologie des Flechtenorganismus. Nachdem schon 1892 Jumelle in einer ausgezeichneten Arbeit den Gaswechsel der Flechten mit experimentellen Methoden bearbeitet hatte, dauerte es volle 30 Jahre, bis Henrici eine Weiterführung dieser Fragen unternahm. Über den Wasserhaushalt einiger Krusten- und Felsflechten hat Bachmann 1922

und 1923 experimentelle Studien betrieben und die eben erschienene Arbeit von v. Goebel[1]) bedeutet auf diesem Gebiet einen sehr großen Fortschritt. Die Ökologie einiger Formen hat Nienburg wesentlich gefördert. Aber zu einem auch nur einigermaßen klaren Bild davon, wie sich der Wasser- und Stoffumsatz einer Flechte im ganzen unter den in der Natur gegebenen Bedingungen vollzieht, haben alle diese Arbeiten nicht geführt.

Ich habe meine Versuche schon im Jahre 1913 mit Experimenten über den Wasserhaushalt von Flechten begonnen und dabei bald gesehen, daß die bisherigen Ansichten, die auf recht theoretischen Schlüssen aus rein morphologischen Untersuchungen beruhten, vollständig falsch waren. Es wurde mir aber auch sofort klar, daß ein Verständnis des Wasserhaushaltes nur zu gewinnen wäre, wenn man sich gleichzeitig auch über die Gaswechselverhältnisse Klarheit verschaffte. Der Krieg und andere Arbeiten ließen mich erst in diesem Sommer dazu kommen, die Gaswechselfragen einer eingehenderen Untersuchung zu unterziehen. Auch dabei hat sich vieles ergeben, was mit den bisherigen Ansichten nicht zu vereinbaren ist und was auch vom allgemein physiologischen Gesichtspunkt aus neu erscheint.

Die frühere Methode ökologischer Betrachtungsweise, die ihre Spekulationen nur auf morphologische Untersuchungen und Beobachtungen in der Natur gründete, kann heute allein nicht mehr befriedigen. Auch die Ökologie verlangt heute das Experiment. Demgemäß ist die Methode der folgenden Untersuchungen die physiologische, aber der Gesichtspunkt, unter dem das physiologische Experiment angestellt wird, ein ökologischer. Die Arbeit gliedert sich demnach in einen physiologischen und einen ökologischen Teil.

A. Physiologischer Teil.

I. Über den Wasserhaushalt einiger Laub- und Strauchflechten.

1. Allgemeine Bemerkungen über die Besonderheiten des Wasserhaushaltes der Flechten.

Durch seine Untersuchungen über die Wasseraufnahme und Wasserleitung der Flechten wurde Zukal zu ganz irrtümlichen Auf-

1) Da ich erst nach Absendung meines Manuskriptes Gelegenheit hatte, die im Oktober 1926 erschienene Hauptarbeit v. Goebels einzusehen, ist im Text nur seine vorläufige Mitteilung berücksichtigt. Einige wichtige Ergebnisse der Hauptarbeit, die mit den vorliegenden Untersuchungen in Beziehung stehen, findet man im Nachtrag meiner Arbeit erörtert.

fassungen geführt, die leider allgemein in die Flechtenliteratur übergegangen sind. Die Ursache seines Irrtums liegt in seiner Methode, aus morphologischen Befunden Analogieschlüsse mit den Verhältnissen bei Phanerogamen zu ziehen. So kommt Zukal zu der Ansicht, daß die Flechtenrinde im wesentlichen ein Organ zur Herabsetzung der Transpiration des von den Flechtenalgen gespeicherten Wassers sei, mit dem Zweck, den Flechtenalgen nach Benetzung eine möglichst langdauernde Assimilation zu ermöglichen: von diesem Gesichtspunkt aus findet er bei den verschiedenen Flechtenarten die mannigfaltigsten und zweckmäßigsten „Anpassungen". Zukals Ansichten sind in der Folgezeit von Sievers und Bachmann in einer Reihe von Punkten einer experimentellen Nachprüfung unterzogen und richtig gestellt worden, aber zu einer Richtigstellung des grundsätzlichen allgemeinen Fehlers Zukals haben diese Arbeiten nicht geführt. Erst die kürzlich erschienene Arbeit von v. Goebel betont den Faktor, den ich schon bei Beginn meiner Experimente als den für die Erklärung des Wasserhaushaltes der Flechten wesentlichen erkannte, nämlich die Quellung der Hyphenwände. Es wird am besten sein, im folgenden zunächst einmal die grundsätzliche Eigenart des Wasserhaushaltes der Flechten herauszustellen und die experimentelle Begründung dann folgen zu lassen.

Eine erste grundsätzliche Verschiedenheit im Wasserhaushalt der Flechten und der Gefäßpflanzen ist, daß bei letzteren die wasseraufnehmenden und wasserabgebenden Organe getrennt, bei den Flechten aber identisch sind. Daraus ergibt sich für die Gefäßpflanzen die Möglichkeit einer Transpirationseinschränkung durch besondere Strukturen der wasserabgebenden Gewebe. Bei den Flechten aber erfolgt Aufnahme und Abgabe des Wassers durch dieselben Rindenpartien und sowohl die Untersuchungen Sievers (vgl. vor allem S. 14) als auch die Bachmanns haben immer wieder ergeben, daß da, wo eine stärkere Aufnahme des Wassers festzustellen ist, auch eine stärkere Abgabe stattfindet[1]). Die Möglichkeit eines Transpirationsschutzes im Sinne der Gefäßpflanzen ist also in der Flechtenrinde nicht vorhanden.

Ein zweiter grundsätzlicher Gegensatz zwischen Flechten und Gefäßpflanzen besteht in der Art der Wasserspeicherung. Während die letzteren ihren Wasservorrat im Protoplasma und Zellsaft intrazellular speichern, befindet sich der Wasservorrat

1) Es ist möglich, daß in manchen Fällen Ausnahmen von dieser Regel vorhanden sind. So sind die Cladonien nach Sievers befähigt, aus dem Erdboden Wasser aufzusaugen, und ähnliches gilt vielleicht auch für die Peltigeraarten und gewisse Krustenflechten.

der Flechte extrazellular, und zwar, neben kapillar adhärierendem Wasser in „Lufträumen", als Quellungswasser in den Hyphenwänden. Die Algenzellen kommen bei ihrem geringen Volumen als Wasserspeicher gar nicht in Frage und können bei ihrer Verbundenheit mit den Pilzhyphen und dem Zusammenhang zwischen osmotischem Druck und Quellungsdruck ihren Wassergehalt gegenüber austrocknenden Pilzhyphen gar nicht festhalten. Die Flechte hat also im Gegensatz zur Gefäßpflanze gar keine physiologische Kontrolle über ihren Wassergehalt, sondern dieser wird rein physikalisch durch die Menge, Art und Anordnung der quellbaren Substanz der Hyphenwände bedingt. Daher kommt es, daß man den Wasserhaushalt einer Flechte auch an einem alten längst toten Herbarexemplar untersuchen kann, ganz im Gegensatz zu einer Gefäßpflanze. Der Ausdruck „Wasserhaushalt" bedeutet bei einer Flechte also etwas wesentlich anderes als bei einer Gefäßpflanze.

2. Die Aufnahme und Abgabe von Wasserdampf.

Wenn die eben entwickelte Ansicht von der Quellbarkeit der Hyphenwände richtig ist, steht eine bedeutende Aufnahmefähigkeit der Flechten für Luftfeuchtigkeit zu erwarten. In der Tat hat schon Sievers gefunden, daß Laub- und Strauchflechten im Lauf von 5 Tagen in wasserdampfgesättigter Luft um 25 und mehr Prozent ihres Gewichtes zunehmen, und er hat diese Zunahme auf Aufnahme von Wasser in Dampfform zurückgeführt, ohne daraus weitere Konsequenzen für die Art des Flechtenwasserhaushaltes zu ziehen. Da Sievers nur eine einmalige Wägung nach 5 Tagen gemacht hat, hat man ihm den Einwand gemacht, die Gewichtszunahme seiner Flechte beruhe in Wirklichkeit auf der Aufnahme von Kondenswasser. Um die Sache klarzustellen, habe ich im Juni 1923 in eigenen Versuchen die Wasserdampfaufnahme durch Messungen in kurzen Zeitintervallen in ihren Einzelheiten verfolgt.

Die Methode war folgende: Eine oben tubulierte Glasglocke auf einer Glasplatte war mit feuchtem Fließpapier ausgelegt. An einem Draht, der durch den Tubus ging, war die Flechte frei in der Glocke aufgehängt. Der Draht war am oberen Ende an der Schale einer kleinen Wage befestigt. Diese Vorrichtung erlaubte, die Flechte jederzeit wiegen zu können, ohne sie aus der wasserdampfgesättigten Atmosphäre der Glocke herausnehmen zu müssen. In der Zwischenzeit zwischen den Wägungen wurde der Tubus durch einen Korken verschlossen. Ein Hygrometer in der Glocke gab die Kontrolle der Wasserdampfsättigung, die schon 10 Minuten nach Aufbau des Apparates erreicht war. Daß es sich in meinen Versuchen um keine Aufnahme von an der Flechte nieder-

geschlagenem Kondenswasser handeln kann, geht aus dem ganzen Verlauf des Prozesses deutlich hervor, ganz abgesehen davon, daß während des Versuches die Temperatur ganz langsam anstieg und damit die Bedingungen zur Bildung von Kondenswasser kaum gegeben waren.

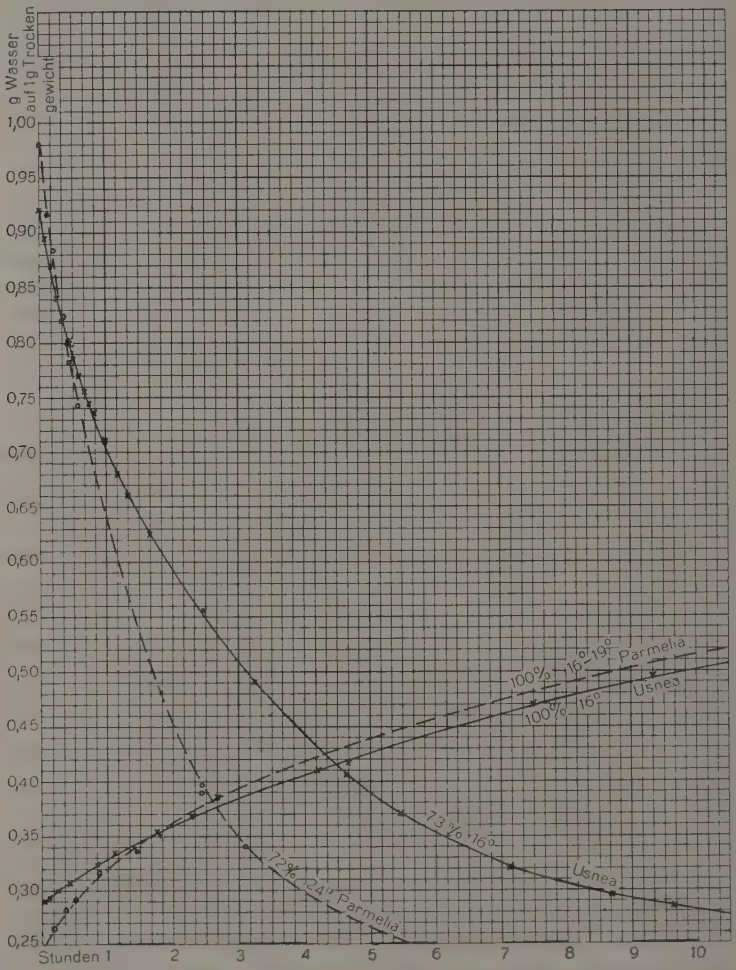


Fig. 1. Aufnahme von Wasserdampf in dampfgesättigter Atmosphäre durch Usnea hirta (L.) und Parmelia furfuracea (L.) und Wiederabgabe des aufgenommenen Wassers in ruhiger Zimmerluft. Bei jeder Kurve ist die relative Luftfeuchtigkeit und Temperatur angegeben.

In Fig. 1 gebe ich die Ergebnisse der ersten Stunden bei Usnea hirta (L.) und Parmelia furfuracea (L.). Als Ordinate ist der Wasser-

gehalt, bezogen auf 1 g Trockengewicht (bei 110°), aufgezeichnet. Wie man sieht, verhält sich die Laubflechte Parmelia nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ fast völlig gleich wie die so ganz anders gebaute Strauchflechte Usnea. Der Vorgang der Wasserdampfaufnahme zeigt das typische Bild eines Quellungsvorganges: Ein zunächst steiler Anstieg verflacht sich immer mehr (Fig. 2)! Nach 6—8 Tagen ist erst ein Wassergehalt erreicht, der bei Usnea 0,92, bei Parmelia 0,98 g Wasser pro 1 g Trockengewicht beträgt. Die tägliche Aufnahme von Wasserdampf, bezogen auf 1 g Trockengewicht, ergab sich an den aufeinanderfolgenden Tagen bei

Usnea (16°) zu 0,34; 0,11; 0,05; 0,02; 0,05; 0,03; 0,03 g.

Parmelia (16°—19°) zu 0,37; 0,10; 0,07; 0,07; 0,05 g.

Die Unterschiede in der Wasseraufnahme von Flechten und Gefäßpflanzen, d. h. von rein physikalischer Quellung und von physiologisch regulierter osmotischer Saugung, werden sehr anschaulich illustriert, wenn man die Kurve der Wasserdampfaufnahme von Parmelia zusammenstellt mit der der Wasseraufnahme quellender Samen (Fig. 2). Der erste Teil beider Kurven[1]) an den ersten beiden Tagen verläuft ganz identisch: es ist die rein physikalische Aufnahme von Quellwasser. Bei der Flechte bleibt es dabei, aber bei den Samen setzt vom zweiten Tage ab der neue Vorgang einer Wasseraufnahme durch osmotische Saugung bei sukzessive gesteigertem osmotischem Druck ein.

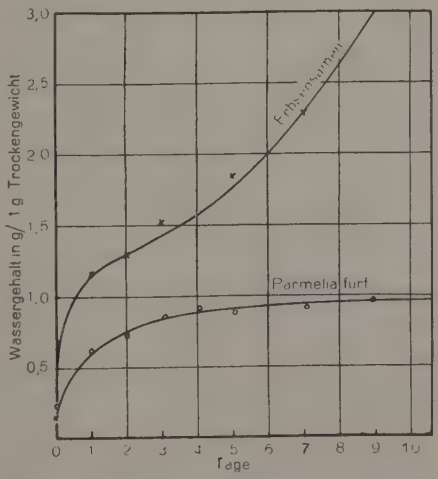


Fig. 2 Aufnahme von Wasser durch keimende Erbsensamen (nach Walter) und Aufnahme von Wasserdampf durch Parmelia furfuracea (L.).

In Fig. 1 ist auch die Wiederabgabe des aufgenommenen Wasserdampfes so dargestellt, wie sie nach Herausnahme der Flechte im Zimmer verläuft. Auch hier wieder das typische Verhalten eines Quellkörpers: Der Hauptteil des aufgenommenen Wassers wird sehr schnell,

1) Ich entnehme die letztere Walter 1925, S. 12. Ich habe die Walterschen Zahlen auf die ungefähren Werte des Wassergehaltes pro 1 g Trockengewicht umgerechnet.

der Rest langsamer abgegeben. Der Verlauf der Gasamtkurve ist natürlich von den Außenbedingungen abhängig, aber es ist unverkennbar, daß zur Erreichung einer Sättigung eine sehr viel längere Zeit nötig ist, als zur vollständigen Wiederabgabe des aufgenommenen Wassers; in unserem Fall stehen Tage Stunden gegenüber.

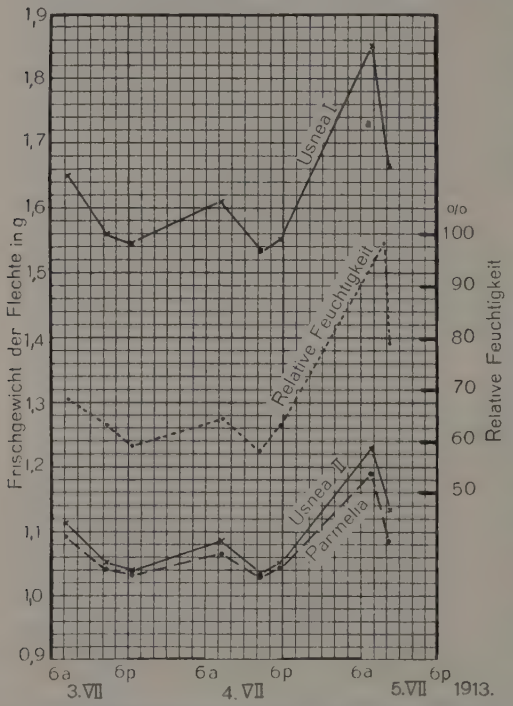


Fig. 3. Änderungen im Gewicht von Flechten, die, vor Regen und Sonne geschützt, in freier Luft aufgehängt sind. Usnea hirta (L.) und Parmelia furfuracea (L.).

In Luft von wechselnder relativer Feuchtigkeit gebracht, muß sich eine Flechte also wie ein Hygrometer verhalten, ihr jeweiliger Wassergehalt wird mit dem der Luft auf- und abschwanken. In Fig. 3 ist ein diesbezüglicher Versuch dargestellt, in dem die Flechten neben einem Hygrometer vor einem Nordfenster, vor Regen geschützt, frei aufgehängt waren.

Ich habe solche Versuche mit den verschiedensten Flechtenarten von den verschiedensten Standorten (Schwarzwald, Alpen und Norddeutschland) ausgeführt und bei allen untersuchten Arten — Erdflechten: Cladonia rangiferina und silvatica, Cetraria islandica, Peltigera aphtosa; Baumflechten: Parmelia physodes und furfuracea, Evernia prunastri, Letharia vulpina, Ramalina fraxinea, Usnea hirta — dieselbe einfache Abhängigkeit vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft gefunden [1]).

3. Die Aufnahme und Abgabe von tropfbar flüssigem Wasser.

Gegenüber der Aufnahme von Wasserdampf erfolgt diejenige von tropfbar flüssigem Wasser mit einer geradezu erstaunlichen Schnelligkeit

1) Bei raschen Schwankungen im Feuchtigkeitsgehalt der Luft können bisweilen dadurch Differenzen zwischen dem Verhalten des Haarhygrometers und dem Flechtengewicht entstehen, daß die Geschwindigkeit, mit der Wasserdampf aufgenommen bzw. abgegeben wird, bei beiden Körpern eine verschiedene ist.

Die in Fig. 4 dargestellten Versuche wurden so ausgeführt, daß ganz frische, aber lufttrockene Flechtenexemplare gewogen, auf 5 Sekunden (!) in Wasser untergetaucht, mit Filtrierpapier rasch aber sorgfältig abgetupft, wieder gewogen, wieder 5 Sekunden untergetaucht wurden usw. Am Schluß der ganzen Versuche wurden die benützten Exemplare bei 110° getrocknet; aus diesem Trockengewicht wurde für jede Wägung der Wassergehalt berechnet und auf 1 g Trockengewicht bezogen.

Aus Fig. 4 ergibt sich, daß sich die beiden untersuchten, recht verschiedenen Flechtenarten beinahe gleich verhalten. Schon eine Benetzungszeit von 5 Sekunden genügt, um über die Hälfte der überhaupt aufnehmbaren Wassermenge zu absorbieren, eine Menge, zu deren Aufnahme in Dampfform mindestens 6—8 Tage notwendig sind. Die Aufnahme des Restes erfolgt etwas langsamer, aber immer noch so schnell, daß in $^1/_2$ Minute bei der geschilderten Versuchsanordnung die Wassersättigung praktisch erreicht ist.

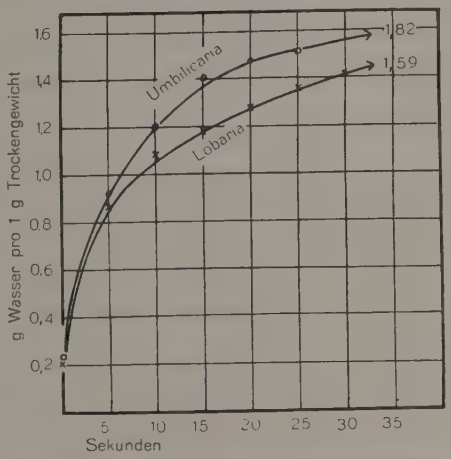


Fig. 4. Geschwindigkeit der Wasseraufnahme von Umbilicaria pustulata (L.) und Lobaria pulmonaria (L.) beim Untertauchen in Wasser.

Diese Zeit ist in Wirklichkeit etwas zu kurz, weil während des Abtrocknens und Wägens noch etwas Wasser aufgenommen und eine Verteilung des Wassers in der Flechte erfolgen kann. Wenn man den Versuch in derselben Weise mit 30 Sekunden langem Untertauchen ausführt, so braucht man etwa 2 Minuten bis zur vollen Sättigung. Für Lobaria beträgt die jeweilige Wasseraufnahme, bezogen auf 1 g Trockengewicht, für die aufeinanderfolgenden Intervalle:

bei 30 Sekunden langem Eintauchen: 0,78; 0,14; 0,18; 0,08; 0,08; 0,05 g;

bei 5 Sekunden langem Eintauchen: 0,65; 0,23; 0,09; 0,09; 0,09; 0,06; 0,00 g.

Wie schnell die Wasseraufnahme bei den Flechten verläuft, wird besonders augenfällig, wenn man einen Vergleich mit keimenden Samen zieht. Während die untersuchten Flechten in 5 Sekunden pro 1 g

Trockengewicht 0,7 g Wasser aufnehmen, beträgt nach Jauerka bei keimendem Samen in 5 Stunden (bei 25°) die Wasseraufnahme nur:

0,08 g bei Lupinus albus (Quellungskapazität 1,0—1,3 g);
0,12 g bei Triticum vulgare (Quellungskapazität 0,45 g);
0,38 g bei Helianthus (Quellungskapazität 0,56 g).

Die überraschende Schnelligkeit der Wasseraufnahme läßt sich bei den Flechten in folgender Weise erklären: Die Flechtenrinde enthält in ausgetrocknetem Zustand ein System von luftgefüllten Interzellularräumen und Hyphenlumina. Wenn Schwendener angibt, die Rinde von Lobaria enthalte keine Interstitien, so kann sich das nur auf in Wasser gequollene Schnitte beziehen. Wenn man Schnitte von lufttrockenen Flechten trocken anfertigt und unter dem Mikroskop betrachtet, so kann man die zahlreichen kleinen Lufträume leicht erkennen. Läßt man dann bei fortgesetzter Beobachtung zu dem Schnitt Wasser zutreten, so sieht man, wie die Hyphen momentan aufquellen und dabei die Luft, soweit sie nicht im Quellwasser gelöst wird, in Form zahlreicher winziger Luftbläschen oben und unten zur Rinde herausdrängen. Bei Lobaria (vgl. die ähnlichen Beobachtungen von Goebels) beobachtet man das auch besonders gut an Flächenschnitten, die man mit der Unterseite nach oben beobachtet. Die Luft wird hier, soweit man sehen kann, hauptsächlich nach innen, also nach der Algenschicht hin verdrängt, während bei Umbilicaria die Luft nach außen und innen hin austritt. In dem lockeren Hyphengewebe um die Algen herum bleiben die Zwischenräume bei der Quellung luftgefüllt und man kann aus ihnen die Luft erst bei Alkoholzusatz verdrängen.

Beim Eintauchen in Wasser stürzt nun das Wasser zunächst kapillar angezogen in die Interstitien. Das bedingt die erste große Wasseraufnahme, die bei 5 Sekunden langem Eintauchen mit 0,65 g nicht viel kleiner ist als bei 30 Sekunden langem Eintauchen mit 0,78 g. Sofort beginnt aber auch die Quellung der Hyphenwände mit einer außerordentlich großen Oberfläche und führt bei der geringen Dicke der quellenden Schichten in der kurzen Zeit von etwa 2 Minuten zur vollen Wassersättigung.

Die Schnelligkeit der Aufnahme von tropfbarem Wasser ist in der Natur für die Flechten von größter Bedeutung, da sie in ihrem Wasserbezug im allgemeinen auf das auftropfende Regenwasser angewiesen sind. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint auch die Ausbildung der Leisten und flachen Gruben bei Lobaria und der Rinnen und Grübchen bei Umbilicaria recht „zweckmäßig", um ein rasches

Ablaufen des Regenwassers zu verhindern. Die Aufnahme von Wasser erfolgt bei beiden Flechten auf Ober- und Unterseite[1]).

Die Abgabe des Wassers durch wassergesättigte Flechten ist in Fig. 5 dargestellt. Die Flechten wurden bei den angegebenen Temperaturen und Luftfeuchtigkeitsverhältnissen teils hinter einem Nordfenster, teils hinter einem besonnten Westfenster an einem Augustnachmittag in der ruhigen Zimmerluft exponiert und in kurzen Zwischen-

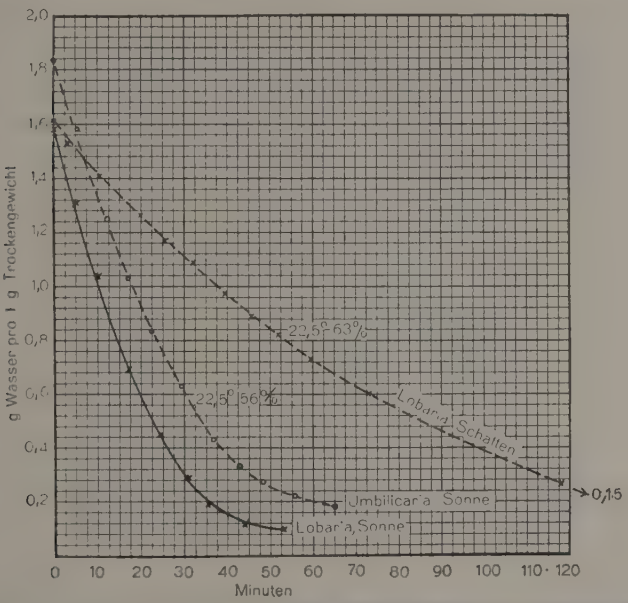


Fig. 5. Geschwindigkeit der Wasserabgabe wassergesättigter Flechten in der Sonne und im Schatten in ruhiger Luft. Umbilicaria pustulata (L.) und Lobaria pulmonaria (L.). Bei jeder Kurve relative Luftfeuchtigkeit und Temperatur.

räumen gewogen. Man erkennt aus der Kurve wiederum die Eigenart eines wasserabgebenden Quellkörpers: Der Hauptteil des Wassers wird in fast linearer Abhängigkeit von der Zeit sehr rasch abgegeben,

1) Sievers Angabe, daß bei Lobaria von der Unterseite her keine nennenswerte Wasseraufnahme stattfinde, kann ich nicht bestätigen. Ich habe gefunden, daß auch ein auf der Unterseite aufgesetzter Wassertropfen in kurzer Zeit die betreffende Stelle der Flechte bis an die Oberfläche durchfeuchtet. Es erscheint mir wichtig, auch die Versuche über den Wasserhaushalt mit frischen lebenden Flechten zu machen, denn man weiß nicht, wie sich durch Zersetzungsvorgänge beim Absterben der Flechten die Benetzungsverhältnisse usw. ändern. Vielleicht sind manche Widersprüche in der Literatur auf diese Ursache zurückzuführen.

der letzte Rest etwas zäher festgehalten[1]). Wenn auch nicht so rasch wie die Aufnahme, so geht doch auch die Abgabe in recht kurzer Zeit vor sich. In der Sonne beginnen beide Flechtenarten schon nach 25 bis 30 Minuten spröde zu werden und nach $^3/_4$—1 Stunde sind sie vollständig ausgetrocknet; im Schatten dauert der Vorgang etwa doppelt so lange.

Die Menge des Wassers, die eine Flechte bei voller Wassersättigung aufnehmen kann, ist, mit dem Wassergehalt von Phanerogamen verglichen, nicht sehr groß. Die von mir hauptsächlich untersuchten Arten, Umbilicaria pustulata und Lobaria pulmonaria, enthielten maximal auf 1 g Trockengewicht 1,6—1,8 g Wasser (Fig. 10). Nach Untersuchungen, die ich früher gemacht habe (Stocker 1924, S. 305) beträgt der Wassergehalt der oberirdischen Teile von Phanerogamen auf 1 g Trockengewicht bei

Sempervivum tectorum	15,7 g
Aegopodium podagraria	4,9 g
Anemone nemorosa	4,0 g
Ammophila arenaria	2,6 g
Calluna vulgaris	1,2 g,

bei Mesophyten durchschnittlich also etwa $2^1/_2$ mal so viel als bei den höheren Flechten.

Es ist nicht erlaubt, die bei den untersuchten Flechtenarten gefundenen Ergebnisse ohne weiteres zu verallgemeinern. Wie die Arbeiten von Sievers und Bachmann gezeigt haben, bestehen zwischen den einzelnen Typen sicher gewisse Unterschiede. Aber soweit sich aus diesen Arbeiten und aus meinen Erfahrungen erkennen läßt, scheint doch überall der Wasserhaushalt der Flechten denselben einfachen Quellungsgesetzen zu folgen, die sich bei den geschilderten Beispielen ergeben haben. Die Unterschiede einzelner Typen, die im übrigen nicht bedeutend erscheinen, wären dann in Unterschieden in der Struktur der Interstitien, der Benetzbarkeit der Oberfläche und ähnlichem zu suchen.

---

1) Bei Meerstangen fand Pringsheim dasselbe Verhalten, daß nämlich „die wasserhaltende Kraft eines Fucus-Thallus nur von der Quellbarkeit der Zellmembranen abhängt, nicht aber von einer besonderen Oberflächenschicht oder von den osmotischen Verhältnissen der lebenden Zellen". Die Wasserabgabe erfolgt aber dort ganz bedeutend langsamer als bei den Flechten und dauert wenigstens 24 Stunden. Das ist ökologisch insofern bemerkenswert, als durch die langsame Wasserabgabe ein Austrocknen dieser Tange zur Ebbezeit, während der sie an manchen Standorten einige Stunden lang aus dem Wasser auftauchen, verhindert wird.

Eine ökologische Wertung des Wasserhaushaltes der Flechten ist nur möglich, wenn man seinen Zusammenhang mit den sonstigen Lebens- und Stoffwechselerscheinungen ins Auge faßt. Wir wenden uns deshalb nun der Untersuchung der Assimilation, als dem wichtigsten Stoffwechselprozeß, zu.

II. Versuche über Assimilation und Atmung.

1. Probleme und Methoden.

Über den Gaswechsel der Flechten liegen bisher nur die beiden Arbeiten von Jumelle uud Henrici vor.

Die ältere Arbeit von Jumelle befaßt sich zunächst mit der Frage, ob die Flechten überhaupt imstande sind, einen Assimilationsüberschuß zu erzielen. Jumelle arbeitet mit Flechten, die in Glasgefäßen in einem Luftgemisch mit 7—8% Kohlendioxyd dem diffusen Tageslicht ausgesetzt sind. Durch Analyse der Luft mit dem Mikroanalysenapparat von Bonnier-Mangin findet er, daß im wasserdurchfeuchteten Zustand Assimilation stattfindet, während er an lufttrockenen Flechten überhaupt keinen Gaswechsel nachweisen kann. Bei der benützten hohen Kohlensäurekonzentration und dem Mangel an jeglichen Angaben über Temperatur und Lichtwerte gibt die Arbeit keine brauchbare Grundlage für eine exakte ökologische Beurteilung des Flechtenstoffwechsels.

Die moderne Arbeit von Henrici ist mit einer großen Anzahl verschiedener Flechtenarten teils unter Standortsbedingungen, teils unter physiologischer Präzisierung und Variation des Temperatur- und Lichtfaktors durchgeführt und hat die Verfasserin zu ihrer bekannten Theorie der „zweigipfligen Assimilationskurven“ geführt. Danach wird die gewöhnliche eingipflige Form der Assimilationskurve nur bei höherer Temperatur und höheren Lichtstärken erhalten. Geht man aber von niederen Temperaturen und von niederen Lichtstärken aus, so findet man, daß bei Steigerung eines dieser Faktoren nach einem anfänglichen Ansteigen der Assimilationsgröße zu einem ersten Maximum[1]) ein Abfallen zu einem Minimum erfolgt — Henrici erklärt das Fallen mit der hemmenden Wirkung der beginnenden Stärkebildung —, das alsbald durch ein neues Steigen zu einem zweiten Maximum abgelöst wird. Das gilt sowohl für die alpinen phanerogamen Schattenpflanzen als auch für die Flechten. Es ist ein großes Verdienst von Henrici, auf diese physiologisch wie ökologisch bedeutsamen Kom-

1) Die Begriffe „Maximum“ und „Minimum“ werde ich im folgenden im Sinne des Mathematikers gebrauchen.

plikationsmöglichkeiten des Assimilationsprozesses aufmerksam gemacht zu haben. Wie weit freilich ihre Angaben im einzelnen zutreffend sind, wird einer Nachprüfung bedürfen; denn die vorgelegten Versuchsdaten zeigen bei gleichen Außenbedingungen nicht nur innerhalb verschiedener Gattungen, sondern selbst innerhalb ein und derselben Art derartig große Schwankungen[1]), daß es meist unmöglich ist, sich über die Lage und Bedeutung der Maxima und Minima ein klares Bild zu machen. Die von Henrici angewandte Methode ist offenbar, wenigstens für den sehr schwachen Gaswechsel der Flechten, nicht genau genug. Sie bedeutet zwar gegenüber der von Jumelle angewandten insofern einen großen Fortschritt, als die Versuchspflanzen in strömender Luft von normalem CO_2-Gehalt assimilieren, aber die Art der gewichtsanalytischen CO_2-Bestimmung[2]) ist zu ungenau, die Versuchsdauer von etwa 2 Stunden bedingt gefährliche Schwankungen im Wassergehalt der Flechten und die verwendete Luft scheint einen sehr schwankenden CO_2-Wert gehabt zu haben[3]).

Bei eigenen Vorversuchen über den Gaswechsel von Flechten, die bis in das Jahr 1913 zurückgehen, machte ich die Erfahrung, daß es selbst in starkem Licht oft nicht möglich war, einen Assimilationsüberschuß zu erzielen. Der Wassergehalt der Flechte und die Temperatur schienen dabei eine ausschlaggebende Rolle zu spielen. Es ist daher das Ziel der vorliegenden Untersuchungen, den Einfluß des Wasser-

1) Man vgl. z. B. in Tabelle 3 die Nummern 263/258, 265/257 und 253/266.

2) Absorption der CO_2 mit Natronkalk nach Trocknen der Luft mit $CaCl_2$. Da im allgemeinen anscheinend mit nur etwa 4 l Luft gearbeitet wurde, dürfte es recht schwer sein, bei der dreimaligen Absorption von CO_2 und Wasserdampf mit den genannten Absorptionsmitteln störende Fehler zu vermeiden.

3) Henrici findet einen außerordentlich schwankenden Gehalt der Luft an Kohlendioxyd von 0,2—3,3 mg pro Liter. Werte dieser Höhe sind bisher selbst in Großstädten kaum beobachtet worden; in den zahlreichen Messungen von Lundegårdh (Lundegårdh, H., Der Kreislauf der Kohlensäure, S. 5 u. 14) treten in der freien Luft Werte von 0,34—0,76 mg auf mit einem Mittelwert von 0,56 und einer mittleren Variation von nur 0,08 mg. Henrici wundert sich selbst über die außerordentlichen Schwankungen in ihren Analysen und führt diese darauf zurück, daß die Luft aus nur 70 cm oder weniger Höhe über dem Erdboden abgesaugt wurde. Wenn aber wirklich hierin die Ursache zu suchen ist — und nicht auch in prinzipiellen Fehlern der Methode —, so ist während der Versuchsdauer von wenigstens 2 Stunden keinerlei Konstanz im CO_2-Gehalt der durchgesaugten Luft zu erwarten — auf S. 130 bemerkt Henrici selbst in einem Versuchsprotokoll: CO_2-Gehalt sinkt plötzlich (von 1,2 mg) auf 0,3 mg/l —, und es läßt sich leicht überschlagen, daß bei einer Schwankung von nur 0,6 mg/l, einem Volumen von 4 l Luft und einem Frischgewicht der Flechte von 3 g, bereits ein Fehler von etwa 1 mg pro 1 g Frischgewicht der Flechte entstehen kann.

gehaltes, der Lichtstärke und der Temperatur in möglichst genauer Weise mit physiologischen Methoden, aber im wesentlichen ökologischer Fragestellung festzustellen.

Eine sehr günstige Gelegenheit zur Durchführung dieses Programms bot mir ein Aufenthalt auf der ökologischen Station von Professor Lundegårdh[1]) auf der kleinen Insel Hallands Väderö im Kattegatt im Sommer 1926. Hier war es möglich, täglich frisches Material der gegen Veränderungen so empfindlichen Flechten von stets denselben, in unmittelbarer Nähe der Station gelegenen Standorten zu beschaffen, hier bot die Luft am Strand des Meeres einen außerordent-

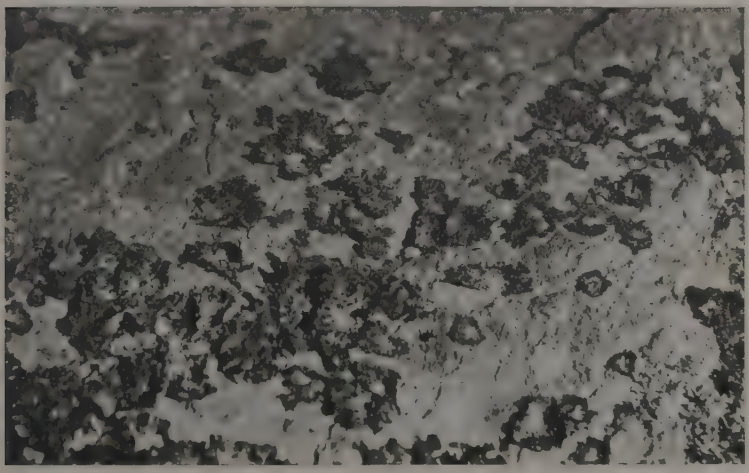


Fig. 6. Umbilicaria pustulata (L.) auf den Granitklippen beim Laboratorium auf Hallands Väderö. Photographische Aufnahme des Verf.

lich konstanten Kohlendioxydgehalt und hier standen mir die Analysenapparate von Professor Lundegårdh, die zur Zeit sicher die genaueste Ausführung von CO_2-Analysen gewöhnlicher Luft ermöglichen, durch die Liebenswürdigkeit Professor Lundegårdhs zur unbeschränkten Verfügung.

Ich habe mich auf die Untersuchung von zwei Flechtenformen beschränkt, die Typen recht verschiedener Standorts- und Klimabedin-

1) Ich möchte nicht verfehlen, Herrn Professor Dr. Lundegårdh auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank für die außerordentliche Freundlichkeit auszusprechen, mit der er jederzeit meinen Wünschen und den Bedürfnissen meiner Arbeit nachzukommen bereit war.

gungen darstellen. Die Felsenflechte Umbilicaria pustulata (L.) Hoffm. findet sich in schönen Kolonien auf den Granitklippen unmittelbar neben der Station, aber nur an solchen Stellen, die nicht durch Salz-

Fig. 7. Buchenwald auf Hallands Väderö. An den Stämmen große Lager von Lobaria pulmonaria (L.). Man beachte die Sonnenflecken, die durch die Lücken im Laubdach hindurch auf den Stämmen spielen. Photographische Aufnahme des Verf. um 5 Uhr nachmittags.

wasser oder Salzstaub benetzt werden[1]). Während diese also eine ausgesprochene Sonnenflechte ist, wächst die zweite untersuchte Art, die

1) Bei orkanartigen Stürmen erhalten freilich auch diese Stellen eine ausgiebige Befeuchtung durch zerstäubte Salzspritzer, die vom Sturm weithin über die Insel verbreitet werden und die Fensterscheiben auf der Windseite der Häuser mit einer deutlichen Salzkruste beschlagen.

Lungenflechte, Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.[1]) an sehr stark beschatteten alten Buchenstämmen in dem Buchenhochwald unweit der Station.

Der größte Teil der Assimilations- und Atmungsbestimmungen wurde mit dem „Glockenapparat“ ausgeführt, den Lundegårdh in der biochemischen Zeitschrift 1924, **154**, S. 200 beschrieben und abgebildet hat.

Fig. 8a.

Fig. 8. Lager von Lobaria pulmonaria (L.) an Buchenstämmen im geschlossenen Buchenwald mit Sonnenflecken. Man beachte die großen Unterschiede in der Lichtintensität, die auf den nicht retuschierten Aufnahmen zutage treten. Aufnahmen des Verf. auf Hallands Väderö im Juli. — a. Großes Lager am Grunde eines Stammes um 4 Uhr nachmittags, teilweise von Sonnenflecken getroffen. b. 2 Lager, das obere ganz, das untere teilweise von der Sonne beschienen. Aufnahme um 6 Uhr nachmittags. Man beachte das schräg einfallende Licht und die großen Lichtunterschiede im Walde.

Die Flechte kam in eine kleine Spiegelglasküvette von $5 \times 1 \times 10$ cm Seitenkante. Die Küvette wurde durch eine eingefettete Gummiplatte verschlossen, die durch eine Drahtfeder aufgepreßt wurde und drei

1) Bei beiden Flechten handelt es sich nach der freundlichen Auskunft von Herrn Lektor Dr. Malme um die Hauptform.

Durchbohrungen für ein Thermometer (in der Figur weggelassen) und die Glasröhren für die Luftzufuhr (bis auf den Boden der Küvette reichend) und die Luftabfuhr hatte. Um konstante Temperatur zu erzielen, kam die Küvette in eine größere Blechküvette mit einem Fenster aus Spiegelglas und zwar so, daß zwischen dem Fenster und der Vorderwand der Küvette eine stets gleichdicke Wasserschicht von etwa ½ cm lag. Durch einen geregelten Zustrom von kaltem oder warmem Wasser beziehungsweise Zugabe von Eisstückchen war es möglich, die Temperatur auf etwa ± 0,3° konstant zu halten. Die Temperatur in der Küvette, — das Quecksilbergefäß lag der Rückseite der Flechte an —, wurde alle 2 Minuten abgelesen und aus den Ablesungen das Mittel genommen. Die Luft wurde durch ein 1½ m langes Glasrohr aus etwa 3 m Höhe über dem Boden eingesaugt und passierte zur Vorwärmung eine in der Wasserküvette liegende Glasspirale, in der sich einige Tropfen destilliertes Wasser zur Sättigung der Luft mit Feuchtigkeit befanden.

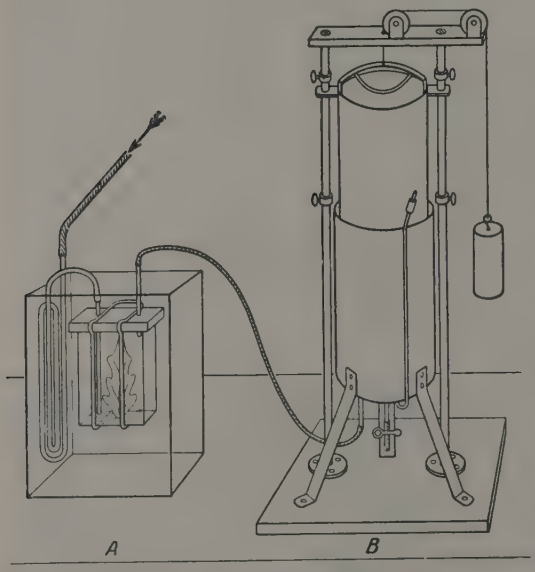


Fig. 9. Apparatur nach Lundegardh für Assimilationsversuche mit atmosphärischer Luft (aus Lundegardh, Klima und Boden).

Das Ansaugen der Luft und gleichzeitig die Absorption des übriggebliebenen Kohlendioxyds besorgte der Glockenapparat[1]). Durch Auflage von Gegengewichten ließ sich die Geschwindigkeit der aufsteigenden Glocke in weiten Grenzen regeln. Im allgemeinen dauerte der Versuch etwa ½ Stunde, die Versuchszeit konnte aber, wenn ein schwacher Gaswechsel zu erwarten war, auf ¾ Stunden verlängert werden. Die angesaugten Luftvolumina wurden für jeden Apparat genau bestimmt und

1) Nähere Beschreibung in Lundegardh, H., Der Kreislauf der Kohlensäure. Jena 1924, S. 10.

betrugen 2,2—2,4 l. Zur Absorption des Kohlendioxyds wurde mittels einer Pipette vor dem Versuch eine stets gleiche (etwa 28 ccm) Menge etwa $\frac{n}{50}$-Barytlauge, die von vornherein mit Phenolphthaleïn versetzt war, in den Apparat eingefüllt. 1½ Stunden nach Schluß des Versuches wurde in der von Lundegårdh ausgebildeten Weise die Barytlauge dem Apparat wieder entnommen, wobei mit stets derselben Menge neutralisierten destillierten Wassers nachgespült wurde, und mit $\frac{n}{40}$-Salzsäure unter Vermeidung von Luftzutritt titriert. Der Vergleich mit dem Titrationswert einer Pipette unbenützter Lauge ergab die Grundlage für die Berechnung der von der Flechte verbrauchten bzw. ausgeschiedenen CO_2-Menge, wenn noch der CO_2-Gehalt der angesaugten atmosphärischen Luft bekannt war. Da dieser bei der stets lebhaften Luftbewegung am Meeresstrand keine großen Schwankungen zeigt, genügte es, ihn jeweils durch eine einmalige Bestimmung in der Mitte von drei Versuchen festzustellen. Diese Analyse wurde in dem Lundegårdhschen Becherapparat[1]) ausgeführt. Wenn man Sorge trägt, daß bei allen Manipulationen die Lauge mit der Luft möglichst wenig in Berührung kommt, so lassen sich bei dieser Methodik sehr genaue Werte erzielen. Der mittlere Fehler des Glockenapparates ist nach Lundegårdh ± 0,005 mg/l.

Um die großen Fehlerquellen zu vermeiden, die durch Benutzung von ungleichmäßigem und ungleich vorbereitetem Material entstehen können, wurde streng darauf geachtet, nur Material von demselben Standort zu benutzen und dieses stets in derselben Weise vorzubehandeln. So war der Gang einer Versuchsreihe stets der folgende, von einigen Fällen abgesehen, in denen besondere Fragen untersucht werden sollten: die Flechten wurden morgens zwischen 8 und 9 Uhr frisch am Standort gesammelt und in Glasschalen mit (in Glas) destilliertem Wasser übergossen. Sie blieben in diesem Zustand im diffusen Licht bis zum Versuchsbeginn zwischen 10 und 11 Uhr stehen, wobei darauf geachtet wurde, daß ihre Oberseite nicht in das Wasser eintauchte, um die Atmung nicht zu behindern. Nach Zurichtung der Glockenapparate wurden Flechtenexemplare von einer Größe ausgesucht, die der Größe der Versuchsküvette entsprach. Bei Umbilicaria war dies bei Benutzung von ein oder zwei Exemplaren ohne jede Verletzung möglich, abgesehen von der kleinen Schnittstelle, die beim Ablösen der kleinen zentralen

1) Lundegårdh, H., Biochem. Zeitschr. 1922, 131, S. 109.

Anwuchsstelle am Felsen entstanden war. Bei Lobaria war es nicht zu vermeiden, einen geeigneten Lappen durch einen Schnitt abtrennen zu müssen. Doch wurde auch hier auf einen möglichst geringen Grad der Verletzung geachtet. Die durchnäßte Flechte wurde mit Fließpapier oberflächlich sorgfältig abgetrocknet, rasch gewogen und in die Versuchsküvette eingesetzt. Nachdem die Küvette im Wasserbad montiert war, ließ ich bis zum Versuchsbeginn noch 10—15 Minuten verstreichen, um eine vollständige Ausgleichung der Temperaturverhältnisse sicherzustellen [1]). Während dieser Zeit wurde mit einem Gummigebläse reichlich atmosphärische Luft durchgesaugt, so daß in dem Augenblick, in dem die Verbindung mit dem Glockenaspirator hergestellt und die Stoppuhr in Gang gesetzt wurde, die Küvette mit atmosphärischer Luft gefüllt war. Während der nun folgenden Dauer des Versuches wurde auf ein gleichmäßiges Laufen der Aspiratorglocke geachtet, die Temperatur des Wasserbades konstant gehalten, die Temperatur in der Flechtenküvette abgelesen und wurden regelmäßige Lichtbestimmungen ausgeführt. Als Instrumente dazu dienten der sehr handliche Wynnes Infallible Belichtungsmesser und ein Imperial Exposurmeter, daneben bisweilen auch noch ein Graphoskop Langer. Die Instrumente wurden bei der Messung lotrecht und parallel zur Vorderwand der Küvette und damit zur Flechte gehalten [2]). Als Schluß der Versuchszeit wurde das Anstoßen der Glocke an ihren oberen Widerlagern auf der Stoppuhr genommen. Nach einigen Minuten war ein völliger Druckausgleich erreicht und der Glockenapparat konnte verschlossen und abgehängt werden. Die Flechte wurde sofort wieder gewogen, in ihrem Umriß auf Koordinatenpapier abgezeichnet, und stand sodann für einen weiteren Versuch mit einem anderen Glockenapparat zur Verfügung. Durch Austrocknenlassen im diffusen Licht war es leicht möglich, sie auf jeden gewünschten Wassergehalt zu bringen. Es war auf diese Weise möglich, mit ein und demselben Flechtenexemplar längere Versuchsreihen durchzuführen, ohne daß eine Schädigung oder Änderung seines physiologischen Zustandes eintrat; durch gelegentliche Kontrollversuche habe ich mich darüber vergewissert.

Die Berechnung der Ergebnisse wurde auf Oberfläche, Frischgewicht und Trockengewicht (bei 110°) durchgeführt. Unter Frisch-

1) Lundegårdh, Biochem. Zeitschr. 1924, **154**, S. 202.

2) Ein Beschlag der Flechtenküvette mit Wassertropfen ließ sich nicht immer, namentlich bei Versuchen im direkten Sonnenlicht, vermeiden. Der dadurch bedingte Lichtverlust ist nach Henrici (Verhandl. Naturf. Ges. Basel 1918/19, **30**, S. 84) etwa 4%.

gewicht wird das Gewicht der vollständig mit Wasser gesättigten Flechte verstanden. Da der Sättigungsgrad aber bei wiederholter Benetzung und vor allem bei steigender Temperatur zunimmt, ist diese Größe keine vollständige Konstante; ich habe das im Lauf der Versuchsreihe auftretende höchste Frischgewicht, in den Temperaturversuchen das bei 25° gemessene, genommen. Auch die Fläche ist nicht konstant, sondern wechselt mit dem Wassergehalt in einer anscheinend linearen Abhängigkeit (Fig. 10). Ich habe als Fläche stets die einfache Oberfläche der Flechte in wassergesättigtem Zustand in Rechnung gesetzt, indem ich von der Annahme ausging, daß die wirksam bestrahlte Fläche die Oberfläche der Algenzellen ist und sich diese Fläche auch bei der Zusammenziehung der Gesamtflechte nicht wesentlich verändert. Was im übrigen die technische Durchführung der Flächen-

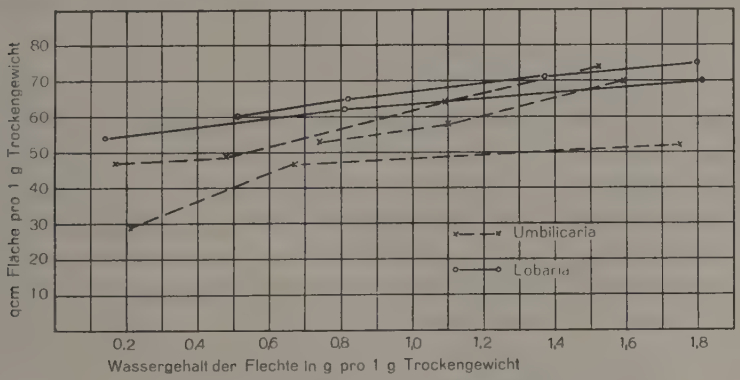


Fig. 10. Abhängigkeit der Fläche vom Wassergehalt der Flechte.

bestimmung angeht, so wurde bei der Auswahl der Versuchsexemplare auf eine möglichst glatte Oberfläche geachtet, bei der Ausmessung, die durch Andrücken an eine Glasscheibe und Abzeichnen der Umrisse auf Koordinatenpapier erfolgte, aber dann keine Rücksicht mehr auf die kleinen Unebenheiten genommen. Die Brauchbarkeit der drei Berechnungsweisen auf Fläche, Frisch- und Trockengewicht ist, wie ich mich an einer Reihe vergleichbarer Fälle mit verschiedenen Exemplaren überzeugt habe, ziemlich dieselbe. Ich gebe der Flächenberechnung im allgemeinen den Vorzug, weil sie beim Vergleich verschiedener Exemplare etwas kleinere Schwankungswerte ergibt und vor allem, weil der Flächenwert die besten Vergleichsmöglichkeiten mit Phanerogamen bietet.

Da bei Assimilationsversuchen mit atmosphärischer Luft die Kohlensäure ein im Minimum befindlicher Faktor ist, muß auf möglichste

Konstanthaltung der CO_2-Konzentration geachtet werden. Es ist ein besonderer Vorzug der Verfahren mit strömender Luft, daß man dieser Forderung in weitem Maße gerecht werden kann. Die in Tabelle 1 niedergelegten Analysenergebnisse des CO_2-Gehaltes der eingesaugten Luft und der im Glockenapparat abgesaugten Luft zeigen, daß die Verminderung des CO_2-Gehaltes selten bis etwa 0,2 mg/l betrug, meist aber sich in bedeutend engeren Grenzen hielt. Auch diese Schwankungen konnten bei der Berechnung eliminiert werden, indem unter der, für niedere CO_2-Konzentrationen erlaubten Annahme, daß die Assimilation direkt proportional dem CO_2-Gehalt ist, alle Werte auf den mittleren CO_2-Gehalt meiner 30 Luftanalysen, 0,592 mg/l, reduziert wurden[1]). Dabei wurde als tatsächliche CO_2-Konzentration das Mittel aus dem CO_2-Gehalt der in die Küvette eingesaugten und der aus ihr in den Glockenapparat abgesaugten Luft genommen. Bei dem engen Querschnitt der Küvette und der bedeutenden Strömungsgeschwindigkeit der Luft in ihr (etwa 13 cm pro Minute) war eine dauernde gute Ventilation aller Teile der Flechte gewährleistet.

Was die erreichte Genauigkeit der Assimilationsbestimmungen angeht, so muß man unterscheiden zwischen der Genauigkeit innerhalb ein und derselben Versuchsreihe mit demselben Flechtenexemplar und dem Vergleichswert von Bestimmungen mit verschiedenen Exemplaren aus verschiedenen Versuchsreihen. Für den ersteren Fall berechnet sich eine Genauigkeit von etwa $\pm$ 0,15 mg CO_2 pro 100 qcm Fläche und 1 Stunde[2]). Beim Vergleich verschiedener Individuen aber muß man mit sehr viel größeren Schwankungen rechnen, was bei der Art des Aufbaus des Flechtenthallus auch nicht zu verwundern ist. Diese Schwankungen betragen, auch bei Atmungsversuchen, bis 100% des kleineren Wertes[3]) und zeigen aufs deutlichste, wie notwendig es ist

1) Für die Atmungswerte kommt eine solche Korrektur natürlich nicht in Frage und ebenso nicht für alle Werte von Assimilationsversuchen, die mit einer Abgabe von CO_2 verlaufen. Man muß sich in letzterem Falle vor Augen halten, daß wir in den Versuchen den „Assimilationsüberschuß" messen und daß sich die eigentliche Assimilation selbst noch erhöht um den Betrag von CO_2, der, durch die Atmung frei gemacht, sofort wieder der Assimilation verfällt. Dieser letztere Teil der Assimilation ist aber von der Außenkonzentration der CO_2 unabhängig und die Korrektur auf 0,592 mg/l ist deshalb nur auf die tatsächlich von außen aufgenommene CO_2-Menge anzuwenden.

2) Auf einen Fehler von dieser Größenordnung weisen auch die Analysenergebnisse in der Gegend des beinahe sistierten Gaswechsels hin. Im Versuch G 7, der zeitlich ersten Versuchsreihe, sind die Fehler noch etwas höher.

3) Da Warburg (1919) mit seiner sehr exakten Methodik bei Chlorella für ein und dieselbe Algensuspension während einer Versuchsreihe Schwankungen

bei Untersuchungen an Flechten zur Ermittelung feinerer Gesetzmäßigkeiten Serienbestimmungen mit demselben Individuum durchzuführen.

2. Der Gaswechsel in Abhängigkeit vom Wassergehalt der Flechte.

Bei der Untersuchung der Transpiration der Flechten haben wir erkannt, daß diese Organismen in der Natur nicht wie die Phanerogamen mit einem verhältnismäßig konstanten und nur langsam wechselnden Wassergehalt arbeiten, sondern einem sehr raschen Wechsel zwischen Durchnässung und Austrocknung unterworfen sind. Es muß daher von besonderem Interesse sein, zu untersuchen, wie sich der Gaswechsel in den rasch aufeinanderfolgenden einzelnen Stufen des Wassergehaltes gestaltet. Darüber liegen nur Untersuchungen Jumelles vor, die aber in mehrfacher Hinsicht lückenhaft sind.

a) Der Gaswechsel nasser Flechten.

In Tabelle 1 und 2 (S. 356 und 364) und den Fig. 11a und b sind die Ergebnisse meiner Versuche bei verschiedenen Lichtstärken aufgezeichnet. Es ergibt sich daraus, daß, vom wassergesättigten Zustand ausgehend, der Assimilationsüberschuß bei abnehmendem Wassergehalt [1]) zunächst zu einem Maximum ansteigt, das man bei etwa 1,3 bis 1,5 g Wasser pro 1 g Trockengewicht zu suchen hat [2]), und von da ziemlich gleichmäßig nach einem Punkt abfällt, bei dem stets ein Atemüberschuß vorhanden ist (Tab. 2), der dem lufttrockenen Zustand

---

der Assimilationsleistung bis zu 20 % beobachtet hat, kann die Größe der Schwankung zwischen verschiedenen Flechtenexemplaren nicht in Erstaunen setzen.

1) Trotz Sättigung der einströmenden Luft mit Wasserdampf ist es infolge der höheren Temperatur der bestrahlten Flechten nicht möglich, ihren Wassergehalt während eines Versuches konstant zu halten; die Abnahme kann in direktem Sonnenlicht bis zu 0,5 g Wasser auf 1 g Trockengewicht betragen, hält sich aber in diffusem Licht in viel engeren Grenzen. In den Tabellen ist jeweils der mittlere Wassergehalt während des Versuches, ermittelt aus dem Gewicht zu Beginn und Ende des Versuchs, eingesetzt.

2) Eine genaue Bestimmung der Lage des Maximums ist nicht möglich, weil zu wenig Punkte in jeder Versuchsreihe untersucht werden konnten. Darauf beruht auch zweifellos das anscheinende Fehlen eines Maximums von Lobaria bei der größten untersuchten Lichtstärke. Die aus dem allgemeinen Kurvenverlauf herausfallenden, zu niedrig liegenden Punkte entsprechen sämtlich Versuchen, während deren die Beschaffenheit des Himmels in bezug auf Bewölkung, Dunst usw. instabil war und sind deshalb wohl auf Schwankungen in der Lichtintensität, die durch die photochemischen Messungen in ihrer assimilatorischen Wirksamkeit nicht zu erfassen waren, zurückzuführen.

Tabelle 1. Abhängigkeit des Flechtengas-

Nummer des Versuchs	Datum	Bez. des Glockenapparates[1])	Tageszeit[2])	Versuchsdauer in Minuten	Lichtquelle[3])	Schwärzungszeit (Wynne)	Rel. Lichtstärke in % des max. Sonnenlichtes	Temperatur	CO_2-Gehalt der Luft in mg/Liter in freier Luft	CO_2-Gehalt der Luft in mg/Liter in Glockenapparat
										Lobaria
G 8	15. 7.	I	11^{14}	20,5	Sonnenlicht S_4^0	2,0″	85	26,8°		0,487
		II	12^{05}	28,25	„	1,7″	100	26,9°	0,615	0,439
		III	1^{08}	19,0	„	1,7″	100	32,3°		0,638
		I	3^{31}	28,5	Dunkel	—	—	27,2°		0,752
		II	4^{43}	35,5	„	—	—	27,0°	0,562	0,689
		III	6^{00}	24.83	„	—	—	31,6°		0.569
G 11	20. 7.	I	10^{47}	39,0	Diffuses Licht S_4^0	10,6″	16	21,5°		0,501
		II	11^{50}	42,0	der Veranda	9,8″	17	22,3°	0,570	0,391
		III	12^{55}	35,5	„	7,6″	22	23,1°		0.505
		I	2^{41}	42,5	„ S_{3-4}^{0-5}	9,7″	17	24,5°	0,587	0,524
		II	4^{02}	43,0	„ S_4^0	9,0″	19	25,5°		0,474
G 13	22. 7.	I	9^{22}	43,0	Glühlampe,	53″	3	19,6°		0,419
		II	11^{10}	59,0	6 cm Abstand	„	„	20,1°	0,586	0,362
		III	12^{38}	27,0	„	„	„	20,3°		0,559
		II	2^{58}	44,5	desgl.,	240″	0,7	20,4°		0,529
		I	4^{18}	36,0	12 cm Abstand	„	„	20,3°	0,589	0,480
		III	5^{20}	39,5	„	„	„	20.4°		0,511
G 14	23. 7.	I	3^{22}	39,17	desgl.,	960″	0.2	19.2°		0,621
		II	4^{33}	43,0	24 cm Abstand	„	„	19,5°	0,608	0,670
		III	5^{58}	40,0	„	„	„	19,5°		0,626
										Umbilicaria
G 7	14. 7.	I	11^{18}	21,45	Sonnenlicht S_4^0	1,7″	100	27,9°		0,538
		II	12^{21}	29,25	„	—	—	28,0°	0,623	0,483
		III	1^{18}	24,5	„	2,2″	78	31,7°		0,567
		I	4^{00}	33.42	Dunkel	—	—	28,0°		0,730
		II	5^{00}	33,72	„	—	—	27,8°	0,550	0,634
		III	6^{10}	23.12	„	—	—	31,8°		0,511
G 10	19. 7.	I	11^{49}	38,0	Diffuses Licht S_4	9,2″	18	20.6°		0,431
		II	12^{48}	37,0	der Veranda	9.5″	18	21,9°	0,589	0,454
		III	1^{52}	37,0	„ S_4^0	12,5″	14	25,9°		0,645
		I	3^{12}	38.0	„ S_{3-4}	13.7″	12	26,4°	0,563	0,536
G 12	21. 7.	I	11^{21}	39,0	Diffuses Licht S_4^3	16″	11	22,1°		0,616
		II	12^{48}	45,0	33 cm hinter einem S_{3-3}^{5}	15″	11	22,3°	0,578	0,527
		III	1^{44}	38,5	Nordfenster S_{3-4}^{3-5}	15″	11	22,5°		0,655
		I	3^{51}	42,0	Glühlampe,	53″	3	23,6°		0,592
		II	4^{52}	42,67	6 cm Abstand	„	„	23,5°	0,575	0,527
		III	5^{50}	30,0	„	„	„	24,0°		0,559

1) Angesaugte Luftvolumina der Glockenapparate:

Glockenapparat Nr.	I	2258 ccm
„ „	II	2263 „
„ „	III	2243 „
„ „	IV	2215 „
Becherapparat		2946 „

2) Mitte des Versuchs.

3) Die verwendete kleine Glühlampe hatte einen fast punktförmigen Leuchtkörper; sie wurde mit einer Akkumulatorenbatterie betrieben. Nach einer Messung Prof. Lundegardhs am 18./6., 5^h p mit Graphoskop Langer betrug ihre Beleuch-

wechsels von Wassergehalt und Lichtstärke.

Wassergehalt der Flechte in g pro 1 g Trockengew.	CO_2-Verbrauch (+) und Abgabe (—) in mg pro 100 qcm und 1 Stunde bzw. pro 1 g Trockengewicht bzw. pro 1 g Frischgewicht bei 0,592 mg/l CO_2			Fläche in qcm, Trocken- und Frischgewicht in g	Bemerkungen
	im Licht		im Dunkeln		
pulmonaria.					
1,81	+ 2,18	+ 1,53 + 0,50		41,4 qcm	
0,81	+ 2,29	+ 1,61 + 0,54		0,59 g	
0,14	— 0,40	— 0,28 — 0,09		1,79 g	
1,99			— 2,18 — 1,53 — 0,51		
1,00			— 1,17 — 0,82 — 0,27		
0,21			— 0,09 — 0,07 — 0,02		
1,80	+ 0,86	+ 0,65 + 0,22		30,8 qcm	
1,37	+ 2,33	+ 1,74 + 0,60		0,41 g	
0,82	+ 0,88	+ 0,66 + 0,23		1,18 g	
0,51	+ 0,69	+ 0,52 + 0,18			
1,82	+ 1,29	+ 0,97 + 0,33			[5]
1,36	+ 1,59	+ 1,13 + 0,40		38,8 qcm	[4]
0,85	+ 1,66	+ 1,18 + 0,41		0,55 g	
1,82	+ 0,36	+ 0,26 + 0,09		1,565 g	
1,84	+ 0,50	+ 0,35 + 0,13		„	
1,38	+ 1,17	+ 0,83 + 0,29			
0,86	+ 0,73	+ 0,52 + 0,18			
0,41	— 0,12	— 0,06 — 0,02		36,9 qcm	[4]
1,62	— 0,53	— 0,28 — 0,11		0,690 g	
1,09	— 0,16	— 0,09 — 0,03		1,855 g	
pustulata.					
1,71	+ 1,82	+ 0,96 + 0,34		30,2 qcm	
0,91	+ 2,32	+ 1,21 + 0,43		0,575 g	
0,17	+ 1,00	+ 0,53 + 0,19		1,620 g	
1,75			— 2,43 — 1,22 — 0,43		
0,67			— 1,12 — 0,59 — 0,21		
0,21			+ 0,75 + 0,39 + 0,14		
1,52	+ 1,57	+ 1,17 + 0,45		41,7 qcm	
1,09	+ 1,35	+ 1,00 + 0,40		0,56 g	
0,48	— 0,49	— 0,37 — 0,14		1,43 g	
0,17	+ 0,25	+ 0,18 + 0,08			
1,59	— 0,33	— 0,23 — 0,08		40,4 qcm	
1,10	+ 0,41	+ 0,29 + 0,11		0,575 g	
0,74	— 0,67	— 0,47 — 0,17		1,56 g	
1,68	— 0,13	— 0,09 — 0,03			
1,19	+ 0,41	+ 0,29 + 0,11			
0,70	+ 0,19	+ 0,14 + 0,05			

tungsstärke in 6 cm Abstand in Gelb $^1/_{10}$, in Grün $^1/_{18}$ und in Blau $^1/_{35}$ des direkten Sonnenlichtes.

S gibt die Beschaffenheit des Himmels an. Die Indizes rechts oben S^{0-10} bezeichnen die Bewölkung des Himmels (0—10), die Indizes rechts unten S_{0-4} die Helligkeit der Sonne (4 Sonne vollkommen klar; 3 leicht verschleiert; 2 noch eben Schatten werfend; 1 noch eben als Scheibe sichtbar; 0 unsichtbar).

4) Flechte unmittelbar zuvor aus dem Wald geholt, ohne Anfeuchtung in den Versuch gebracht.

5) Die Erhöhung gegenüber dem ersten Wert der Versuchsreihe ist auf die erhöhte Temperatur zurückzuführen.

der Flechte entspricht. Diese Verhältnisse sind unabhängig von der Lichtstärke und treten bei beiden untersuchten Flechtenarten in derselben Weise auf. Bei der Atmung[1]) ist, wenn auch anscheinend in quantitativ geringerem Ausmaß, ebenfalls ein Maximum bei etwas untersättigtem Wasserzustand vorhanden. Ich habe diese Erscheinung nicht näher untersucht, denn sie tritt in meiner Kurve infolge des Fehlens von Zwischenpunkten nicht in Erscheinung, aber an ihrem Vorhandensein lassen die Versuche Jumelles keine Zweifel; einen derselben, der sich auf Umbilicaria pustulata bezieht, habe ich in Fig. 11b mit eingezeichnet[2]).

Wie kommt nun die auffallende Erscheinung zustande, daß die Assimilation und die Atmung mit steigendem Wassergehalt zunächst zunehmen, um dann schließlich wieder zu fallen? Es besteht die Möglichkeit, daß der Umschlag in der Intensität des Gaswechsels entweder auf physiologischen Änderungen der umsetzenden Zelle beruht oder aber auf rein physikalischen Ursachen, die die Geschwindigkeit der Zu- und Abfuhr der reagierenden gasförmigen Reaktionsprodukte beeinflussen.

Es fällt auf, daß ähnliche „Maximumskurven" des Gaswechsels bei veränderlichem Wassergehalt bisher nur von Pflanzen bzw. von Pflanzenorganen bekannt sind, die starke Quellungserscheinungen zeigen, nämlich außer bei Flechten bei der Atmung von Moosen (Meyer und Plantefol 1925a) und von keimenden Samen (Jumelle). Wie sich die Phanerogamen, deren Wasservorrat überwiegend intrazellulär gespeichert ist, im einzelnen verhalten, ist noch wenig geklärt. Der Einfluß des Wassergehaltes auf die Assimilation ist nur unter Ausschaltung des Einflusses der Spaltöffnungsweite zu untersuchen. Iljin (1923a) hat die Assimilation von Meso- und Xerophyten in Luft mit 6% CO_2 bei geschlossenen Spaltöffnungen gemessen und dabei eine Herabsetzung derselben bei Verminderung des Wassergehaltes festgestellt, ohne frei-

1) Auch die Atemversuche sind in Luft mit normalem CO_2-Gehalt und nicht, wie sonst üblich, in CO_2-freier Luft durchgeführt, da es nach den neueren Untersuchungen von Spoehr und Mc Gee immerhin möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich ist, daß schon kleinere Mengen CO_2 den Atemgaswechsel beeinflussen.

2) Jumelles Werte sind auf 1 g Trockengewicht bezogen. Ich habe sie auf Flächenwerte umgerechnet unter der Annahme, daß 1 g Trockengewicht 70 qcm Oberfläche entspricht. Da Jumelle den Wassergehalt zu Versuchsbeginn zugrunde legt, liegen in dieser Kurve die einzelnen Punkte zu weit nach rechts. Daß die Jumelleschen Werte niederer sind als meine, ist sicher auf die niedrigere Temperatur zurückzuführen. Jumelle gibt keine Temperatur an, hat also wohl bei Zimmertemperatur gearbeitet, während meine Kurve für 28° gilt.

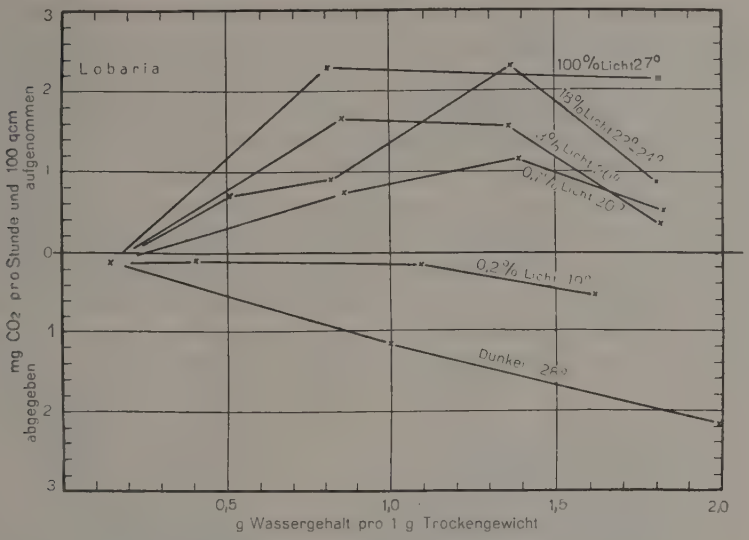


Fig. 11a. Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. — Schattenflechte.

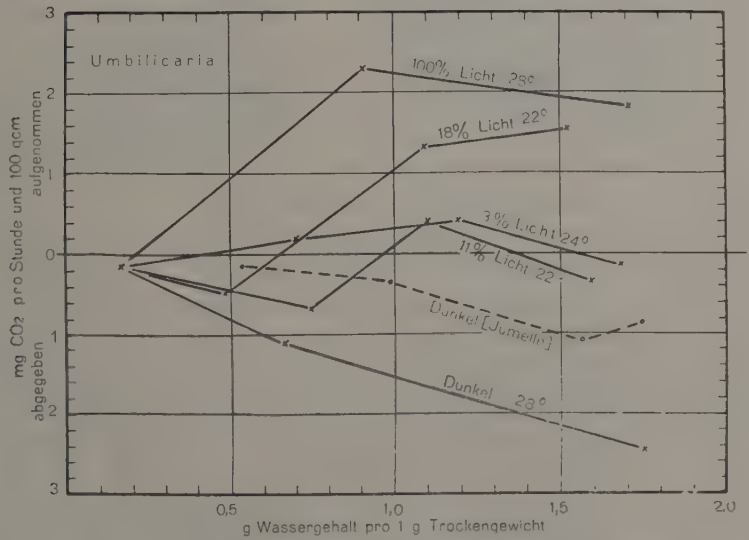
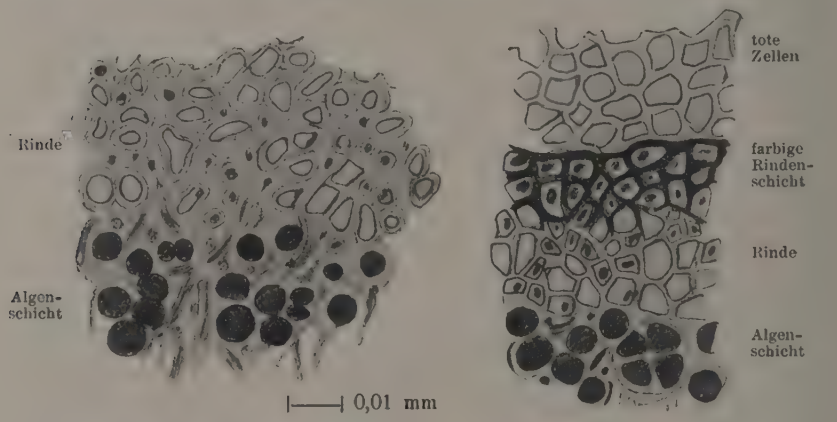


Fig. 11b. Umbilicaria pustulata (L.) Hoffm. — Sonnenflechte.

Fig. 11. Flechtengaswechsel in Abhängigkeit vom Wassergehalt der Flechte und vom Licht (Tabelle 1 und 2). Bei jeder Kurve ist die verwendete Beleuchtung in Prozenten des maximalen Himmels- und Sonnenlichtes und die Temperatur angegeben.

lich eine klare Proportionalität zwischen dem Grad der Entwässerung und der Herabsetzung der photosynthetischen Tätigkeit zu finden. Dastur glaubt, neuerdings eine solche Proportionalität festgestellt zu haben; aber seine Methodik ist recht anfechtbar[1]) und seine Versuche beweisen, wie Johansson richtig bemerkt, eigentlich mehr eine Herabsetzung der Atmung mit sinkendem Wassergehalt. Eine solche hat Johansson auch für seine eigenen Versuchsobjekte, verschiedene Farnkräuter, sehr wahrscheinlich gemacht. Iljin (1923 b) behauptet, daß sich Meso- und Xerophyten in dieser Beziehung grundsätzlich verschieden verhalten: während eine Verminderung des Wassergehaltes bei den ersteren eine starke Steigerung der Atmung hervorruft, bleibt bei den letzteren die Atmungsgröße ziemlich unbeeinflußt.



a Lobaria pulmonaria (L.). b Umbilicaria pustulata (L.).

Fig. 12. Querschnitte durch die Rinde der Oberseite; frisches Material, mit Wasser gequollen und mit Neutralrot gefärbt.

Bei den Flechten scheint mir der Abfall des Gaswechsels bei den höchsten Graden der Wassersättigung eine rein physikalische Folge der Quellung der Rinde zu sein. Um eine Orientierung über den Bau der Rinde bei den beiden untersuchten Flechtenarten zu geben, habe ich in Fig. 12 Querschnitte abgebildet, die bei starker Vergrößerung von frischem Material nach Färbung mit Neutralrot gezeichnet sind. Diese Bilder geben also den gequollenen Zustand der Flechte wieder: in trockenem Zustand treten größere und zahlreichere Lufträume auf (vgl. S. 342). Die Erklärung für die Abhängigkeit des Gaswechsels vom Wassergehalt der Flechte wäre dann: Das Ansteigen der Assi-

1) Vgl. die Kritik bei Johansson.

milations- und Atmungsintensität mit steigendem Wassergehalt vom lufttrockenen Zustand aus beruht auf der zunehmenden physiologischen Aktivierung der Flechte. Bei der Parallelität von Quellungsdruck der Pilzmembran und osmotischem Druck der Algenzellen muß dabei jedem Quellungsgrad, also Wassergehalt der Flechte, ein ganz bestimmter physiologischer Zustand des Protoplasmas der Algenzelle entsprechen. Nach Erreichung einer gewissen Wassersättigung verschlechtern sich aber die physikalischen Bedingungen der Gaszufuhr nach den inneren Pilzschichten und den Algenzellen in zunehmendem Maße. Der Gasaustausch durch die Flechtenrinde erfolgt zweifellos durch das System von engen Lufträumen, welches die Rinde durchzieht. Diese Lufträume werden in dem Maß verkleinert, als die Pilzhyphen bei Benetzung aufquellen. Wenn man einen Schnitt von einer trockenen Flechte unter dem Mikroskop benetzt und dabei beobachtet, so kann man leicht sehen, wie durch den Quellungsdruck eine Menge kleiner Luftbläschen nach beiden Seiten aus der Rindenschicht herausgequetscht werden (vgl. S. 342). Nun wird allerdings mit zunehmender Quellung die Möglichkeit einer Diffusion des Kohlenoxyds in wassergelöstem Zustand eröffnet. Aber die Rechnung ergibt, daß dieser Weg nur ungenügende Gasmengen befördern kann, da der Diffusionskoeffizient der Kohlensäure in Wasser 10000mal kleiner ist als der in der Luft (0,000016 gegen 0,16) und Konvektionsströme, die einen schnelleren Austausch gelöster Gase bewirken könnten, in Gelen nicht in Frage kommen. Macht man die zu günstigen Annahmen, daß die Rindenschicht von 0,05 mm Dicke einer gleich dicken Wasserschicht entspricht und daß die Konzentration des Kohlendioxyds auf der Außenseite 0,5 mg/l, auf der Innenseite aber O ist, so läßt sich auf Grund des Diffusionsgesetzes berechnen, daß auf 100 qcm Oberfläche pro Stunde nur 0,58 mg CO_2 diffundieren können. In meinen Versuchen wurden aber bei 0,8 bis 0,9 g Wassergehalt pro 1 g Trockengewicht stündlich 2,3 mg CO_2 konsumiert; diese Menge kann durch Diffusion in wassergelöstem Zustand allein nicht befördert worden sein, selbst wenn man annimmt, daß sich die Unterseite der Flechte mit einer gleich großen Leistung wie die Oberseite beteiligt[1]). Man muß also annehmen, daß auch im wasser-

1) Bei dieser Rechnung ist noch nicht berücksichtigt, daß die Algenzellen auch bei Wassersättigung der Flechte immer, wie man unter dem Mikroskop sehen kann, in Lufträumen liegen, also eine nochmalige Diffusion durch die Wand der Algenzelle erfolgen muß. Nach den Vorstellungen der physikalischen Chemie besitzt eine Wasserfläche eine Oberflächenhaut, in der Gase nur durch Diffusion, nicht durch Konvektionsströmungen durchdringen können. I. Meyer (1909) berechnet für Kohlen-

gesättigten Zustand der Gasaustausch wenigstens zu einem großen Teil durch mit Luft gefüllte Kapillarräume der Rinde erfolgt, die sich freilich mit steigendem Wassergehalt immer mehr verengen und dabei den Gaswechsel herabdrücken, z. B. in Versuch G 7 von 2,3 mg bei 0,9 g Wassergehalt auf 1,8 mg bei 1,7 g Wassergehalt.

Für die Atmung liegen die Verhältnisse ähnlich; das Konzentrationsgefälle für den Sauerstoff kann zwar hier größer angenommen werden, aber dafür ist die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs in Wasser kleiner als die des Kohlenoxyds (1 : 2,5) (nach Exner, zitiert nach Kniep 1915, S. 473). Unter denselben Annahmen wie für den Kohlensäuretransport würden pro Stunde etwa 8 mg Sauerstoff durch Ober- und Unterseite eines Thallus von 100 qcm Fläche diffundieren. Aber diese Zahl hat wenig Wert, da eine Sauerstoffspannung 0 schon in der Algenschicht eine ganz unmögliche Annahme darstellt.

Die hemmende Wirkung, die gequollene Samenschalen nach den Untersuchungen von Shull und Sierp auf die Atmung der Samen ausüben, ist sicher, wenigstens zu einem großen Teil, ebenfalls durch gehemmte Diffusion zu erklären. Auch bei Meeresalgen spielen nach Kniep und Harder die Diffusionsverhältnisse im Thallus eine Rolle, indem dicke Formen verhältnismäßig schwächer atmen als dünne. Schließlich kann noch als Parallele auf die Bodendurchlüftung hingewiesen werden, die ebenfalls fast ausschließlich auf die Diffusion im gasförmigen Zustand angewiesen ist und durch Ausfüllung der Bodenporen mit Wasser äußerst stark gehemmt wird (Romell).

Wenn wir bei Besprechung des Wasserhaushaltes die Flechten als extrazellulär quellbare Organismen den höheren Pflanzen mit intrazellulärer Wasserspeicherung entgegengestellt haben, so sehen wir jetzt, wie tiefgreifend dieser Organisationsunterschied auch auf den Gaswechsel einwirkt. Denn während die höheren Pflanzen gerade bei voller Wassersättigung die Möglichkeit haben, durch Öffnung ihrer Spaltöffnungen ihren Gaswechsel auf ein Maximum zu bringen, werden die Flechten durch ihre quellende Rindenschicht in empfind-

säure die Dicke dieser Haut auf 0,009 mm. Diese Oberflächenhaut muß sich gerade bei wiederholtem Übergang zwischen gasförmiger und gelöster Phase als hemmend erweisen, worauf Gradmann bei anderer Gelegenheit hingewiesen hat. Man vergleiche über diese Verhältnisse auch die Arbeit von Schroeder 1924 und das Referat von Noack darüber. Die Einbettung der Algen in Lufträume erscheint im übrigen wohl begründet. Sie ist notwendig, um eine Zusammenpressung der Algenzellen beim Quellen des Flechtenkörpers zu verhindern. Auch erfolgt nach den Untersuchungen von Wiesner und Molisch die Diffusion von Kohlendioxyd und Sauerstoff durch imbibierte Membranen hindurch rascher in Luft als in Wasser hinein.

licher Weise blockiert; so ist es begreiflich, daß viele Formen durch Löcher im Thallus, Zyphellen usw. eine Verbesserung ihres Gaswechsels erstreben. Wenn man aber diese Einrichtungen mit den Spaltöffnungen vergleichen will, wie das schon Schwendener und Zukal getan haben, so darf man nicht vergessen, daß zwischen den beiden Dingen insofern ein diametraler Gegensatz besteht, als die Spaltöffnungen in erster Linie Bedeutung als Verschlußvorrichtung bei Wassermangel, die Luftlöcher der Flechten aber als Offenhaltung bei Wasserüberschuß haben.

b) Der Gaswechsel trockener Flechten.

Über die Größe und Richtung des Gaswechsels der Flechten in lufttrockenem Zustand etwas zu erfahren, ist für den Ökologen deshalb von besonderem Interesse, weil dieser Zustand ja gewissermaßen den „Normalzustand" der Flechten darstellt, in welchem sie sich den größten Teil der Zeit über befinden. Jumelle hatte mit seinen Apparaten in diesem Zustand überhaupt keinen Gaswechsel nachweisen können, und da auch keine späteren Untersuchungen über diese Frage vorliegen, hat sich vielfach die Meinung gebildet, daß lufttrockene Flechten überhaupt keinen Gaswechsel hätten. Wir werden sehen, daß diese Ansicht nicht zutrifft. Aber allerdings ist der Gaswechsel so gering, daß er auch mit den Lundegårdhschen Glockenapparaten, die wir bisher benutzten, nur einigermaßen erkannt, aber nicht quantitativ bestimmt werden kann.

Um für diese Versuche (Tabelle 2) größere Quantitäten von Flechten und längere Versuchszeiten anwenden zu können, habe ich die von Lundegardh 1921 (ebenfalls in „Kreislauf der Kohlensäure", S. 79) beschriebenen „Kammerapparate" benützt. Es sind paraffinierte Zinkblechdosen von etwa 3 l Inhalt, die oben durch eine Glasplatte luftdicht verschlossen werden können. Die Flechte wird eine bestimmte Zeit in dem geschlossenen Apparat exponiert, dann wird, ohne den Apparat zu öffnen, durch ein seitliches Rohr eine abgemessene Menge Barytlauge von bekanntem Titer in eine Glasschale auf den Boden der Dose eingelassen. Nach erfolgter Absorption der CO_2 wird die Lauge quantitativ wieder ausgesaugt und titriert. Der Vergleich mit einem blinden Parallelversuch ermöglicht die Berechnung des CO_2-Umsatzes während des Versuchs. Um größere Flechtenstücke verwenden zu können, habe ich teilweise weitere Ansatzröhren benützt wie Lundegardh, deren Volumen dann bei der Berechnung mit berücksichtigt wurde. Bei den verdunkelten Atemversuchen habe ich auf die Benützung der Ansatzröhren überhaupt verzichtet und die Flechten, die

Tabelle 2. Gaswechsel lufttrockener und luftfeuchter Flechten.

Nummer des Versuches	Datum	Bezeichnung des Kammerapparates[1])	Versuchszeit	Versuchsdauer in Stunden	Lichtquelle[2])	Temperatur	CO_2-Gehalt der Kammer-Luft in mg/l bei Versuchsbeginn	CO_2-Gehalt der Kammer-Luft in mg/l bei Versuchsende	Beschaffenheit der Luft	Wassergehalt d. Flechte am Ende des Versuchs in g pro 1 g Trockengew.	CO_2-Verbrauch (+) und Abgabe (−) in mg pro 100 qcm und pro 1 g Trockengewicht in 1 Stunde: im Licht	CO_2-Verbrauch (+) und Abgabe (−) in mg pro 100 qcm und pro 1 g Trockengewicht in 1 Stunde: im Dunkeln	Fläche in qcm (wassergesättigt)	Trockengewicht bei 110° in g
Lobaria pulmonaria.														
K 24	2. 8.	B	9^{20}_{a}—4^{10}_{p}	6,83	diffuses Licht im Freien S^{0}_{4} . . .	c. 21°	0,692	0,801	trocken	0,21	— 0,085	— 0,050	61,4	1,050
		A	9^{20}_{a}—7^{50}_{p}	10,5	Dunkel	c. 21°		1,053	trocken	—		— 0,031 — 0,019	320	5,24
K 25	3. 8.	B	9^{26}_{a}—4^{20}_{p}	6,9	diffuses Licht im Freien S^{0}_{4} . . .	c. 21°	0,653	0,730	Wasserdampf-gesättigt	0,29	— 0,074	— 0,033	49,9	1,125
		A	9^{26}_{a}—7^{15}_{p}	9,82	Dunkel	c. 21°		2,047		0,48		— 0,136 — 0,074	298	5,500
Umbilicaria pustulata.														
K 23	1. 8.	B	9^{00}_{a}—5^{00}_{p}	8,0	diffuses Licht im Freien S^{0}_{4} . . .	c. 20°	0,670	0,786	trocken	0,23	— 0,056	— 0,031	85,7	1,53
K 21	30. 7.	B	9^{00}_{a}—2^{40}_{p}	5,67	bis 11^{50} diffus, dann Sonne S^{0}_{4}	—	0,646	0,876	trocken	0,17	— 0,149	— 0,084	89,7	1,59
		A	9^{00}_{a}—1^{40}_{a}	28,67	Dunkel	c. 20°		1,422	trocken	—		— 0,035 — 0,023	221	3,33
K 5	12. 7.	D	11^{45}_{a}—8^{45}_{a}	21	Dunkel	c. 22°	0,652	1,358	Wasserdampf-gesättigt	0,42		— 0,156 — 0,137	66	0,745

1) Volumina der Kammerapparate: Apparat A 2860 ccm; B 3300 ccm; 3040 ccm.
2) Die Stärke des diffusen Lichtes war $^1/_3$—$^1/_4$ des vollen Sonnen- und Himmelslichtes.

so in größerer Zahl eingebracht werden konnten, auch während der Analyse im Apparat gelassen.

Ich habe die Versuche teilweise in Apparaten ausgeführt, die sorgfältig ausgetrocknet waren und in welche Flechten eingesetzt wurden, die bei trockenem, warmem Wetter unmittelbar vom Standort gesammelt waren; diese Fälle bezeichne ich als „lufttrocken". In anderen Apparaten wurde durch Zugabe einer kleinen Menge destillierten Wassers in die Glasschale eine wasserdampfgesättigte Atmosphäre erzeugt und wurden Flechten eingebracht, denen vorher durch Verweilen in wasserdampfgesättigter Luft Gelegenheit zur hygroskopischen Sättigung gegeben war; hier spreche ich von „luftfeucht".

Aus den Versuchen der Tabelle 2 ergeben sich nun die bemerkenswerten Tatsachen: 1. daß in allen Fällen ein nachweisbarer Gaswechsel vorhanden ist; 2. daß dieser stets, und zwar auch in Licht jeder Intensität, in einem Atemüberschuß besteht; und 3. daß dieser Atemüberschuß sowohl mit steigender Lichtbestrahlung als auch mit zunehmender Feuchtigkeit der Flechte wächst.

Der Größendimension nach wird die CO_2-Abscheidung[1]) bei den beiden untersuchten Flechtenarten durch die folgenden Stundenwerte von mg ausgeschiedener CO_2 gekennzeichnet:

	auf 100 qcm Fläche	auf 1 g Trockengewicht
Dunkel, lufttrocken	0,03	0,02
„ luftfeucht	0,14	0,10
Diffuses Licht, lufttrocken . . .	0,07	0,04
„ „ luftfeucht	0,07	0,03
Sonnenlicht, lufttrocken	0,15	0,08

Um eine Bewertung dieser Zahlen zu ermöglichen, stelle ich aus der Literatur einige Atemwerte daneben, die sämtlich ebenfalls für mg CO_2 pro Stunde und 1 g Trockengewicht gelten. Kolkwitz fand für

Gerstensamen mit 10—12% Wassergehalt[2]) 0,0003
„ „ „ 20% Wassergehalt . . 0,004.

Die Atmung ruhender Flechten liegt also um ein Vielfaches über derjenigen von ruhenden Samen, und es wäre falsch, eine trockene Flechte bezüglich ihrer Vitalität auf dieselbe Stufe mit einem ruhenden Samen stellen zu wollen. Andererseits bleibt die Atemgröße lufttrockener

1) Über die Größe des Atmungsquotienten hatte ich keine Gelegenheit, Versuche festzustellen. Bei eingetrockneten Moosen fanden ihn Meyer und Plantefol (1925b) anfangs bedeutend über 1, dann allmählich aber unter 1 abnehmend.

2) Dies ist der niederste Wassergehalt mit nachweisbarem Gaswechsel.

Tabelle 3. Abhängigkeit des Flechtengaswechsels von der Temperatur in wassergesättigtem Zustand.[1])

Nummer des Versuchs	Datum	Bezeichnung des Glockenapparat	Tageszeit	Versuchsdauer in Min.	Lichtquelle	Schwärzungszeit (Wynne)	Rel. Lichtstärke in % des max. Sonnenlichtes	Temperatur	CO_2-Gehalt der Luft in mg/l in freier Luft	CO_2-Gehalt der Luft in mg/l in Glock.-Appar.	Wassergehalt d. Flechte in g pro 1 g Trockengew.	CO_2-Verbrauch (+) und Abgabe (—) in mg pro Stunde und 100 qcm bzw. 1 g Trockengewicht bzw. 1 g Frischgewicht bei 0,592 mg/l CO_2 im Licht	im Dunkeln	Fläche in qcm, Trockengewicht und Frischgewicht in g	Bemerkungen
Lobaria pulmonaria.															
G 15	24.7.	I	4^{00}	33,0	Dunkel	—	—	25,0°		0,670	2,06		—1,25 —0,78 —0,25	32,6 qcm	[2])
		II	4^{54}	36,33	„	—	—	35,0°	0,571	0,838	2,09		—3,06 —1,92 —0,62	0,52 g	
		III	5^{48}	15,25	Glühlampe	c.330"	0,5	35,0°		0,675	2,12	—2,67 —1,67 —0,53		1,62 g	
	25.7.	II	10^{59}	32,0	Dunkel	—	—	15,0°		0,598	1,93		+0,026 +0,016 +0,005		
		III	11^{55}	30,0	„	—	—	5,0°	0,600	0,699	2,12		—1,36 —0,85 —0,27		
		I	12^{58}	33,25	„	—	—	10,0°		0,645	2,16		—0,56 —0,35 —0,11		
		II	3^{00}	34,67	„	—	—	20,5°	0,576	0,629	2,09		—0,64 —0,40 —0,13		
G 17	27.7.	I	3^{37}	35,5	Dunkel	—	—	5,0°		0,689	1,69		—0,71 —0,51 —0,19	39,8 qcm	
		II	4^{42}	37,75	„	—	—	10,0°	0,615	0,648	1,70		—0,30 —0,22 —0,08	0,55 g	
		III	5^{32}	32,5	„	—	—	15,0°		0,692	1,72		—0,80 —0,58 —0,21	1,505 g	
		IV	6^{08}	15,85	„	—	—	20,0°		0,725	1,73		—1,37 —0,99 —0,34		
G 18	28.7.	I	1^{01}	23,92	Acetylenlicht	300"	0,6	5,0°	0,602	0,559	1,83	+0,28 +0,22 +0,07		31,6 qcm	
		II	2^{24}	29,0		300"	0,6	10,0°		0,534	1,83	+0,64 +0,49 +0,17		0,41 g	
		III	3^{08}	23,6	„	300"	0,6	15,0°		0,616	1,83	—0,76 —0,58 —0,20		1,18 g	
		IV	3^{58}	17,05	„	300"	0,6	20,0°	(0,574)	0,651	1,81	—1,89 —1,46 —0,51			[3])
		I	4^{39}	23,67	„	300"	0,6	26,0°	0,545	0,536	1,81	+0,73 +0,56 +0,19			
		II	5^{24}	20,67	„	300"	0,6	35,0°		0,675	1,81	—2,08 —1,61 —0,56			
		III	6^{02}	17,0	„	300"	0,6	45,0°		0,709	1,81	—3,39 —2,62 —0,91			
G 20	30.7.	I	10^{26}	22,17	Diffuses Licht der Veranda S^3_4	10,0"	17	5,0°		0,505	1,97	+1,52 +1,30 +0,41		38,3 qcm	
		II	11^{03}	26,17		9,9"	17	10,0°	0,593	0,437	1,92	+2,43 +2,09 +0,65		0,445 g	
		III	11^{42}	23,0	S^2_{3-4}	9,0"	19	15,0°		0,542	1,86	+0,81 +0,70 +0,22		1,41 g	
		IV	12^{49}	16,17		8,7"	19	21,0°	0,615	0,596	2,19	+0,40 +0,34 +0,11			
		I	1^{20}	27,0	S^2_4	8,0"	21	25,0°		0,475	2,12	+1,98 +1,71 +0,54			
		II	3^{04}	27,75	S^{2-4}_5	8,0"	21	30.0°	0,599	0,478	1,98	+1,69 +1,46 +0,46			[4])
		III	3^{45}	26,67	$S^{1\,0}_{0-4}$	c. 9"	19	40,0°		0,848	1,60	—3,28 —2,82 —0,89			[4])

Umbilicaria pustulata.

G 16	26.7.	I	11^{04}	35,0	Dunkel	—	—	5,0°		0,694	1,83		−0,33	−0,23	−0,08	46,0 qcm
		II	12^{01}	34,5	„	—	—	10,0°	0,655	0,677	1,79		−0,19	−0,13	−0,05	0,65 g
		III	1^{06}	32,0	„	—	—	15,0°		0,778	1,78		−1,13	−0,80	−0,28	1,87 g
		I	3^{12}	33,0	„	—	—	20,0°		0,726	1,86		−0,77	−0,54	−0,19	
		II	4^{12}	33,33	„	—	—	25,0°	0,640	0,760	1,84		−1,06	−0,75	−0,26	
		III	5^{20}	30,67	„	—	—	30,0°		0,812	1,82		−1,64	−1,16	−0,40	
	27.7.	I	10^{42}	28,57	„	—	—	15,0°		0,767	1,82		−1,22	−0,86	−0,30	
		II	11^{47}	34,33	„	—	—	35,0°	0,649	0,944	1,85		−2,54	−1,80	−0,63	
		III	12^{36}	20,25	„	—	—	40,0°		1,078	1,88		−6,19	−4,38	−1,52	
		IV	1^{10}	15,73	„	—	—	47,5°		1,032	1,91		−7,03	−4,98	−1,73	
G 19	29.7.	I	10^{30}	31,75	Diffuses Licht der Veranda S^{5}_{3-4}	6.7″	25	5,3°		0,479	1,76	+1,45	+0,96	+0,34		37,1 qcm
		II	11^{21}	32,17		6.7″	25	12,9°	0,593	0,428	1,76	+2,17	+1,44	+0,52		0,56 g
		III	12^{05}	29,5		6,7″	25	20,5°		0,540	1,76	+0,68	+0,45	+0,18		1,55 g
		IV	12^{51}	32,33	S^{5}_{3-4}	6,7″	25	30,0°		0,524	1,76	+0,81	+0,54	+0,19		
		I	1^{32}	21,25	S^{5}_{3-4}	6,7″	25	38,0°	0,593	0,779	1,76	−3,20	−2,12	−0,76		
		II	3^{02}	21,75	S^{0}_{4}	8,0″	21	48,0°		0,993	1,76	−6,73	−4,47	−1,61		
G 22	31.7.	I	10^{51}	14,0		3,0″	57	4,8°		0,470	1,75	+2,42	+1,53	+0,52		46,1 qcm [5]
		II	11^{36}	21,83	Sonnen-	2,5″	68	10,0°		0,406	1,71	+2,71	+1,72	+0,59		0,73 g
		III	12^{09}	14,0	licht,	2,5″	68	15,0°	0,572	0,469	1,69	+2,44	+1,55	+0,54		2,12 g [6]
		IV	1^{12}	25,75	dauernd	2,5″	68	20,0°		0,474	1,84	+1,23	+0,78	+0,27		
		I	1^{42}	17,83	S^{0}_{4}	2,5″	68	25,5°		0,456	1,72	+2,20	+1,39	+0,48		
		II	2^{53}	20,5		2,5″	68	30,0°	0,543	0,464	1,82	+1,34	+0,85	+0,29		
		III	3^{39}	17,5		2,5″	68	44,0°		1,120	1,64	−9,60	−6,07	−2,09		

1) Vgl. Fußnoten zu Tabelle 1.
2) Am Vormittag waren Versuche in schwachem Licht bei 5°—25° vorangegangen.
3) Alle Daten sind auf den CO_2-Mittelwert der Luft 0,574 bezogen.
4) Vorüberziehendes Gewitter.
5) Kältemischung ziemlich stark getrübt.
6) Zeitmessung auf nur ± 1 Minute genau.

Flechten bedeutend hinter der durchnäßter Flechten und anderer Krypto- und Phanerogamen in wassergesättigtem Zustand zurück. Für durchnäßte Flechten ist der Atemwert auf 1 g Trockengewicht bei 20° etwa 0,7, für Meeresalgen nach Harder durchschnittlich 2,6, während Kniep nur $^1/_2$—$^1/_3$ so hohe Werte fand mit einem Minimum von 0,09 bei 13° bei der Rotalge Polyides. Für die Blätter von Vitis, Acer und Rubus u. a. Phanerogamen bestimmten Meyer und Deleano bei 27° Werte zwischen 1,2 und 1,7, für Kartoffelblätter Lundegårdh und Johansson bei 20° etwa 1,5, während bei Farnkräutern nach dem letzteren Autor bei etwa 15° die Werte um 2 herum schwanken.

Die Steigerung der Atmungsgröße trockener Flechten durch das Licht ist wohl nur zu einem kleinen Teil durch eine eventuelle Temperatursteigerung des Thallus infolge der Bestrahlung zu erklären[1]). In der Hauptsache dürfte eine die Atmung steigernde Wirkung des Lichtes vorliegen, wie sie bereits mehrfach nachgewiesen ist, so von Meyer und Deleano für atmende Blätter, von Warburg (1922) für Chlorella und von Kolkwitz und Maximow für verschiedene Pilze[2]).

3. Die Temperaturkurve von Assimilation und Atmung.

Die Untersuchung des Temperatureinflusses auf Assimilation und Atmung der beiden Flechtenarten ergab äußerst überraschende Verhältnisse, die in Tabelle 3 und Fig. 13 und 16 dargestellt sind. Die ermittelten Werte sind nach etwa 15 Minuten Vorerwärmung während einer Versuchsdauer von durchschnittlich 30 Minuten bestimmt worden und enthalten demnach nach unseren Erfahrungen den sogenannten „Zeitfaktor“ nicht. Um schneller zu arbeiten und um die Flechte den vielleicht tiefer eingreifenden höheren Temperaturen zuletzt auszusetzen,

---

1) Über die Temperaturabhängigkeit des Gaswechsels lufttrockener und luftfeuchter Flechten besitze ich keine näheren Erfahrungen. Bei Samen stellte Jauerka fest, daß bei den niedersten Wassergehalten die Atmung fast unabhängig von der Temperatur ist.

2) Nach Maximow tritt bei Pilzkulturen die Lichtwirkung vor allem dann ein, wenn Nahrung nur in geringer Menge vorhanden ist, während Pilzkulturen in günstigen Nährverhältnissen nicht beeinflußt werden. Vielleicht treffen diese Verhältnisse auch auf den vorliegenden Fall zu, wo durch den zu niedrigen Wassergehalt die Assimilation der Algen offenbar ganz oder so gut wie ganz sistiert ist. Vielleicht läßt sich hier auch eine Parallele zu der von Kniep (1914) beobachteten Erscheinung ziehen, daß Fucusexemplare, deren Assimilationstätigkeit durch langdauernde Verdunkelung sistiert war, bei darauffolgender Belichtung eine auf das 6fache gesteigerte Atmung zeigten.

wurde im allgemeinen mit nacheinander aufsteigenden Temperaturen gearbeitet. Die Versuchsreihe G 15, in der die einzelnen Temperaturstufen ganz regellos durcheinander angewendet wurden, zeigt aber, daß die gefundenen Gesetzmäßigkeiten von der Aufeinanderfolge der Temperaturstufen unabhängig sind.

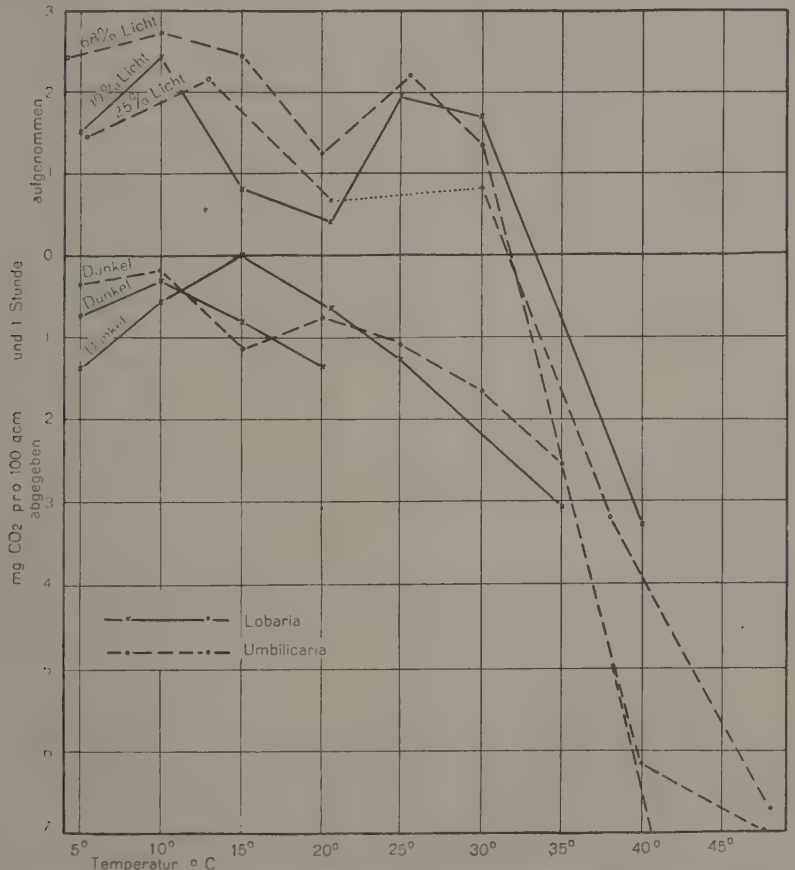


Fig. 13 Temperaturkurve des Assimilationsüberschusses und der Atmung von Lobaria pulmonaria (L.) und Umbilicaria pustulata (L.) im Juli (Tab. 3). Vgl. Fig. 16.

Meine Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Assimilation und Atmung sind sämtlich mit Flechten in wassergesättigtem Zustand durchgeführt. Die Frage, wie sich der Temperatureinfluß auf Exemplare mit geringerem Wassergehalt auswirkt, ist zwar physiologisch und ökologisch von größtem Interesse, aber ihrer experimen-

tellen Behandlung stehen technische Schwierigkeiten[1]) gegenüber, die solche Untersuchungen sehr zeitraubend gestalten würden.

a) Atmung.

Über die Temperaturabhängigkeit der Atmung hat sich in der Pflanzenphysiologie auf Grund einer Reihe sorgfältiger Experimentaluntersuchungen an Samen die für allgemein gültig gehaltene Ansicht gebildet: „Die Temperatur ist für die Atmung von fundamentaler Bedeutung: Zwischen 0° und 20°—25° folgt die Atmung dem van't Hoffschen Gesetz, d. h. sie wird bei einer Temperaturerhöhung um 10° auf den 2—3fachen Wert gesteigert" (Bennecke-Jost, S. 340). Die beiden von mir untersuchten Flechtenarten verhalten sich aber ganz anders: Wenn man die Temperatur von der Gegend des Nullpunktes aus steigert, so erhält man zunächst einen starken Abfall der Atmungsintensität. Dieser führt bei Lobaria bei 10°—15° zu einem ausgesprochenen Minimum[2]) und erst von diesem ab beginnt ein „normaler" Atmungsanstieg nach der RGT-Regel. Bei Umbilicaria ist in der Gegend zwischen 10° und 20° ebenfalls ein Minimumbereich vorhanden, in dem sich aber bei 15° ein kleines Maximum befindet, dessen tatsächliche Existenz allerdings nicht genügend experimentell gesichert ist, und das ich deshalb im folgenden nicht weiter berücksichtigen werde[3]).

Sucht man in der Literatur Parallelen zu diesem auffallenden Verhalten, so wird ein Vergleich mit anderen Untersuchungen durch den Zeitfaktor, der sich bei verschiedener Versuchsdauer und Vorbehandlung in verschiedener Weise geltend machen muß, sehr erschwert. Die Phanerogamen scheinen auch nach den jüngsten Untersuchungen

---

1) Um einen bestimmten Wassergehalt unterhalb der Sättigung durch eine Serie durchzuhalten, müßte man nach jeder Einzelbestimmung die Flechte wieder mit Wasser sättigen und dann so lange austrocknen lassen, bis sie den gewünschten Wassergrad wieder erreicht hätte.

2) Es sei hier nochmals betont, daß die Begriffe Minimum und Maximum in dieser Arbeit im Sinne der funktionellen Betrachtungsweise der Mathematik gebraucht werden. Sobald eben die Kurven mehrgipflig werden, versagt die in der Physiologie eingebürgerte „vitale" Nomenklatur des Sachsschen „Minimum" „Optimum" und „Maximum", weil sie für die Einsattelungen der Kurve (die mathematischen Minima) überhaupt keine Benennung hat. Es wäre doch wohl zweckmäßig, wenn man sich unter diesen Verhältnissen in der Physiologie in Zukunft allgemein der mathematischen Benennung anschließen würde.

3) Der Punkt bei 15° ist allerdings durch zwei sehr gut übereinstimmende Bestimmungen belegt, aber es war mir aus Mangel an Zeit nicht möglich, eine Parallelreihe mit einem zweiten Flechtenexemplar durchzuführen.

von Lundegårdh und Johansson tatsächlich sehr allgemein einen dauernden Anstieg nach der RGT-Regel bis zum Maximum zwischen 45° und 50° aufzuweisen[1]). In manchen Fällen kann im Temperaturbereich von 10°—20° der Anstieg der Atmung allerdings fast 0 sein; so fand Johansson bei Dryopteris austriaca zwischen 10° und 20° Q 10 nur gleich 1,1.

Größere Unregelmäßigkeiten gibt Henrici für alpine Schattenpflanzen an, wo die Atmung oft schon bei 6°—15° ihr Maximum erreicht und von da ab mit steigender Temperatur stark abfällt[2]).

Die Versuchsreihen von Henrici (1921, S. 126) über die Temperaturabhängigkeit der Flechtenatmung sind so widersprechend, daß sich aus ihnen kein klares Bild ergibt; bald zeigen sie einen dauernden Anstieg, bald einen fast parallelen Verlauf, bald sind Maxima und Minima vorhanden. Ich stelle als Beispiele heraus (Werte in mg CO_2 pro 1 Stunde und wassergesättigtes Frischgewicht)

		—6° bis —12°	0°	6°	15°	24°
Xanthoria parietina	Nr. 283	0,6	0,8	1,0	1,1	**2,3**
„ „	„ 287	**1,1**	0,3	0	**4,1**	0,7
Evernia prunastri	„ 284	0	**1,2**	1,5	2,2	**3,2**
„ „	„ 285	9,0	9,0	9,0	**9,3**	9,0

Für Algen behauptet Püttner bei Lithothamnium racemus zwischen 13° und 18° mit steigender Temperatur eine erhebliche, der Temperatur proportionale Verminderung der Atmung[3]). Bei Kniep (1914) finden sich S. 20 für Fucus serratus Versuchsergebnisse, die man — der Autor selbst bespricht diese Befunde nicht — möglicherweise als

---

1) Das kleine Minimum, das Lundegårdh für Kartoffelblätter bei 45° gefunden hat, das aber von Johansson bestritten wird, hat mit unserem Minimum natürlich nichts zu tun. Nach den von Lundegardh (1924) und Johansson gegebenen Kurven von Kartoffelblättern besteht immerhin noch die Möglichkeit, daß auch bei Phanerogamen im Bereich niedriger Temperaturen beim Arbeiten mit kleinen Temperaturintervallen und Ausscheidung der individuellen Schwankungen durch Serienbestimmungen mit demselben Blatt Unregelmäßigkeiten der Atemkurve in kleinerem Umfang gefunden werden könnten.

2) In einem Falle, Versuch Nr. 117, S. 127, wird für Veronica bellidioides sogar eine zweigipflige Atmungskurve mit den Werten 144 mg, 62 mg, 123 mg, 74 mg, 41 mg Co_2 pro Stunde und 100 qcm bei 0°, 6°, 15°, 24° und 30° angegeben. Ich muß allerdings auch hier bemerken, daß die Werte von Henrici ganz außerordentliche qualitative und quantitative Schwankungen im Vergleich der verschiedenen Versuche zeigen.

3) Das von Püttner vorgelegte Zahlenmaterial ist aber zu wenig eindeutig, als daß man diese Ansicht schon als bewiesen gelten lassen kann.

Hinweis auf das Vorhandensein eines Atemminimums bei ca. 7° deuten kann[1]).

Da Hopkins neuerdings auch bei der Atmung von Kartoffelknollen bei 3° ein Minimum gefunden hat, das einem Maximum bei 0° folgt, so erscheint es nicht unwahrscheinlich, daß man in noch anderen Fällen Atemkurven mit ausgesprochenen Minima finden wird. Das ist auch vom theoretischen Standpunkt aus nicht wunderbar; denn als chemischer Prozeß ist die Atmung von Stoffwechselgleichgewichten und Fermentreaktionen abhängig, die ihrerseits wieder ganz spezifische und verschiedene Temperaturbeeinflussungen zeigen. Bei den Kartoffelknollen ist die Beziehung zu den Verzuckerungsvorgängen nachgewiesen. Bei den Flechten ist die Möglichkeit zu besonders großen Unregelmäßigkeiten dadurch gegeben, daß zwei Organismen mit sehr heterogenem Stoffwechsel aufeinander einwirken. Eine Erklärung für das Zustandekommen des Atemminimums bei Flechten im einzelnen zu geben, ist vorläufig nicht möglich. Es kann aber darauf hingewiesen werden, daß sich bei Pilzen ausgesprochene Temperaturabhängigkeiten für die Oxydationsfähigkeit von Säuren ergeben haben; so ist nach Wehmer eine Oxydation von Oxalsäure nur bei Temperaturen über 15° möglich.

b) Assimilation.

Auch die Temperaturkurve der Assimilation (Fig. 13) zeigt Maxima und Minima in Ausmaßen, wie sie bisher in keinem anderen Fall gefunden wurden. Von der niedersten untersuchten Temperatur von 5° ab erfolgt zunächst ein Anstieg der Assimilation mit einem Quotienten, wie er für chemische Reaktionen normal ist. Bei 10°—12° aber ist ein Maximum erreicht, und es erfolgt nun ein äußerst scharfer Abstieg zu einem Minimum bei 20°. Von hier aus beginnt, wieder mit Temperaturquotienten im Rahmen der RGT-Regel, ein Anstieg zu einem zweiten Maximum bei 25°[2]), das nicht ganz die Höhe des ersten er-

---

1) Der Sauerstoffverbrauch betrug in Milligramm auf 1 g Trockengewicht in 5 Stunden

bei	1,0° — 1,0°	0,57
	4,3° — 7,2°	0,16
	17,3° — 16,1°	1,37

2) In der Kurve des Versuchs G 19 (Fig. 13, Umbilicaria mit 25 % Licht) kommt dieses Maximum nicht zum Ausdruck, aber, wie sich durch den Vergleich mit den anderen Kurven in Fig. 13 ohne weiteres ergibt, nur deshalb, weil zwischen 20° und 30° keine Zwischenbestimmungen gemacht wurden. Der Fall ist ein schlagendes Beispiel dafür, zu welch falschen Ansichten die Konstruktion einer Temperaturkurve mit zu großen Temperaturintervallen führen kann.

reicht. Dieses Maximum ist gerade so scharf ausgeprägt wie das erste; schon bei 30° ist der Assimilationsüberschuß wieder im Rückgang und hat bei 35° bereits die Grenze des Kompensationspunktes weit unterschritten.

Es ist sehr bemerkenswert, daß der geschilderte Verlauf der Temperaturkurve für alle untersuchten Lichtstärken und für beide untersuchten Flechtenarten derselbe ist. Bei der höchsten Lichtstärke des direkten Sonnenlichtes erscheinen die Maxima etwas abgeflacht, hier wirken offenbar andere Faktoren hemmend. Andererseits liegt bei der schwächsten Lichtstärke in G 18 (Tabelle 3, Fig. 16; in Fig. 13 nicht gezeichnet) das Minimum tiefer im Gebiet des Atemüberschusses, als der normale Atmungswert im Dunkeln. Wieweit man dieses Faktum als Anzeichen einer Förderung der Atmung durch das Licht betrachten darf, soll nicht weiter erörtert werden, weil die Werte eines einzigen Versuchs keine genügend sichere Grundlage geben.

Die bisher betrachteten Temperaturkurven beziehen sich auf den „Assimilationsüberschuß", d. h. die Differenz zwischen „reiner Assimilation" und Atmung. Für die Bewertung der „reinen Assimilation" kann bei assimilierenden Blättern von Phanerogamen die Atmung vernachlässigt werden; sie betrug z. B. in Lundegårdhs Versuchen nur $^1/_{10}$—$^1/_{14}$ der Assimilation. Bei den Flechten aber ist die Atmung so stark, daß sie in der Größenordnung dem Assimilationsüberschuß an vielen Punkten der Kurve beinahe gleichkommt. Eine Berechnung der „reinen Assimilation" aus dem Assimilationsüberschuß und der Atmung im Dunkeln ist aber eine sehr unsichere Sache, weil die Atmung im Dunkeln von der im Licht in einer, im einzelnen unbekannten Weise verschieden ist. Trotzdem habe ich in Fig. 14 für einige Fälle die Berechnung der reinen Assimilation aus Assimilationsüberschuß und Dunkelatmung durchgeführt, um klarzustellen, inwieweit das erste Maximum und das Minimum der Kurve des Assimilationsüberschusses durch die Senkung der Atmungskurve bedingt ist. Wenn die so gefundenen Werte der reinen Assimilation auch ihrer Größe nach sicher zu klein und ihrer Temperaturabhängigkeit nach problematisch sind, so scheint mir der Verlauf der Kurve der reinen Assimilation doch mit Sicherheit darauf hinzuweisen, daß neben einem unverkennbaren Einfluß der Atmungsgröße auf die Gestaltung des Assimilationsüberschusses auch die Assimilation als solche eine scharf ausgeprägte Temperaturabhängigkeit zeigt, die im wesentlichen parallel läuft zu der des Assimilationsüberschusses: Auf ein erstes Maximum im Temperaturbereich von 5°

bis 10° folgt ein scharfes Minimum bei 15°, das abgelöst wird durch ein zweites Maximum; dieses liegt bedeutend höher und fällt später ab als der entsprechende Kurventeil beim Assimilationsüberschuß, bei dem sich die rasch ansteigende Atmung stark bemerkbar macht. Bei Umbilicaria ist der geschilderte Verlauf durch das dem Minimum aufgesetzte kleine Sekundärmaximum, auf dessen problematische Natur schon oben hingewiesen wurde, etwas kompliziert und das Minimum der „reinen Assimilation" liegt hier erst bei 20°.

Daß die Assimilation auch im Temperaturbereich unter 20° unter gewissen Bedingungen, namentlich bei Kältepflanzen und bei niederen

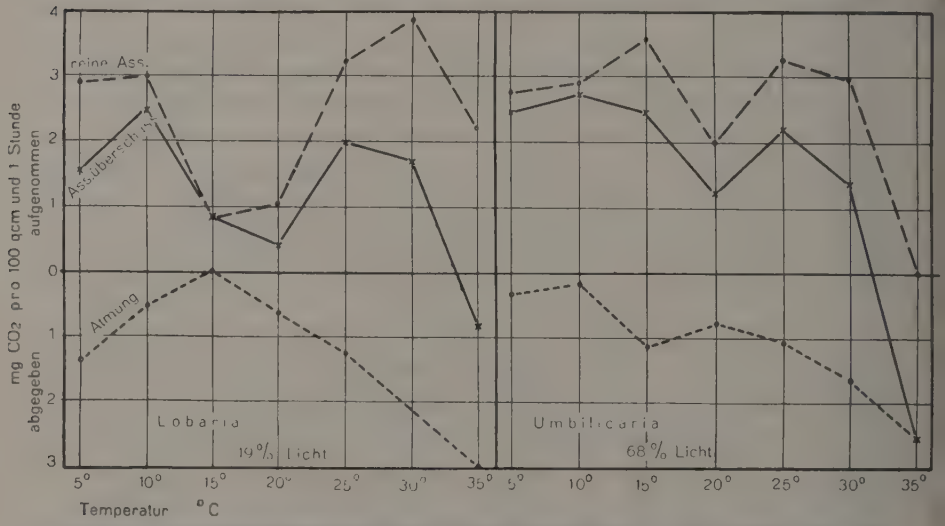


Fig. 14. Temperaturabhängigkeit der „reinen Assimilation", der Atmung und des Assimilationsüberschusses bei Lobaria pulmonaria (L.) und Umbilicaria pustulata (L.) im Juli.

Lichtintensitäten, Temperaturquotienten unter 1 aufweisen kann, ist schon mehrfach bei den verschiedensten Objekten festgestellt worden (Warburg, Henrici, Plaetzer, Harder, Johansson), aber ohne daß ein späterer Wiederanstieg zu einem so ausgeprägten zweiten Maximum sich gezeigt hätte. Mit den „zweigipfligen" Assimilationskurven, die Henrici bei alpinen Schattenpflanzen und Flechten bei niederen Lichtstärken erhielt, haben meine Kurven nichts zu tun. Denn die ersten Maxima bei Henrici liegen bei Temperaturen unter 0° [1]),

1) Einen einigermaßen genauen Verlauf der Temperaturkurve über 0° konnte im übrigen Henrici deshalb kaum erhalten, weil sie in zu wenigen und zu großen Intervallen, nämlich nur bei 0°, 6°, 15° und 24°, gemessen hat.

die ich nicht untersucht habe, weil mir CO_2-Bestimmungen bei solch tiefen Temperaturen, bei denen nekrotische Prozesse und rein physikalische Gasentbindungen eine unberechenbare Rolle spielen (Molisch), zu unfruchtbar schienen.

Eine sehr bemerkenswerte Übereinstimmung meiner Ergebnisse ergibt sich aber mit den Untersuchungen, die Lundegårdh in letzter Zeit über die Assimilation von Kartoffel-, Tomaten- und Gurkenblättern mit derselben Methode und unter ähnlichen Versuchsbedingungen ausgeführt hat. Er fand bei diesen Objekten beim normalen Kohlensäuregehalt der Luft zwei Maxima, eines bei etwa 10° und ein zweites bei etwa 20°[1]). Die relative Höhe dieser Maxima ist bei Lundegårdh stark von der Lichtintensität abhängig: Bei vollem Licht überwiegt das zweite Maximum bei 20° sehr stark, das erste Maximum bei 10° erscheint nur als schulterförmiger Vorsprung, und ein eigentliches Minimum zwischen beiden ist nicht vorhanden; bei $^1/_{25}$ Licht dagegen macht sich das erste Maximum deutlich bemerkbar und ist vom zweiten durch eine flache Einsenkung getrennt; bei sehr schwachem Licht endlich nimmt Lundegårdh hypothetisch an, daß nur noch das erste Maximum erhalten bleibt und das zweite ganz verschwindet. In meinen Versuchen mit Flechten sind nun aber die beiden Maxima und das dazwischen liegende Minimum bei allen Lichtstärken, auch solchen, die nur noch teilweise über dem Kompensationspunkt (vgl. Fig. 13 und 16) liegen, in gleicher Schärfe vorhanden und darin und in der Tiefe des Minimums unterscheiden sich die Flechten stark von den genannten Phanerogamen. Außerdem ist die Lage der Maxima bei den Flechten eine andere: Während das erste Maximum auch hier bei 10° liegt, ist der weitere Verlauf der Kurve stark nach rechts verschoben, das Minimum liegt erst bei 20° und das zweite Maximum tritt erst bei 25—30° auf, um dann steil zum Kompensationspunkt abzufallen, der ungefähr dieselbe Lage hat wie bei den Phanerogamen, bei diesen aber durch ein flaches, langes Kurvenstück vom zweiten Maximum getrennt ist. Die Unterschiede in der Lage des zweiten Maximums und dem Verlauf des darauffolgenden Kurvenstückes können vielleicht durch den stärkeren Einfluß der Flechtenatmung teilweise erklärt werden.

Eine physiologische Erklärung für das Zustandekommen der Maxima und Minima zu geben, ist aussichtslos, solange nicht der Vorgang der Assimilation selbst klargelegt ist. Daß solche starken Un-

---

1) Das dritte Lundegårdhsche Maximum bei 30° tritt nur bei erhöhtem Kohlendioxydgehalt (1,22 %) auf und scheidet für unseren Fall deshalb aus.

regelmäßigkeiten in der Temperaturkurve vorhanden sind, und daß sie in ähnlicher Weise bei so heterogenen Organismen wie Phanerogamen und Flechten auftreten, beweist eben nur aufs deutlichste, daß es sich bei dem Assimilationsvorgang um ein Zusammenwirken der verschiedensten Vorgänge [1]) handelt, eine Erkenntnis, die ja auch bei den speziellen Untersuchungen der neueren Zeit über das Wesen des Assimilationsprozesses immer deutlicher in Erscheinung tritt. Bei den Flechten haben diese Feststellungen insofern ein besonderes Interesse, als sich hier die Möglichkeit eröffnet, durch Trennung von Pilz und Alge in Reinkultur und gesonderte physiologische Untersuchung der beiden Komponenten einen tieferen Einblick in die Art der ineinanderspielenden Vorgänge zu gewinnen.

4. Die Assimilation in Abhängigkeit von der Lichtintensität.

Über die Abhängigkeit der Assimilationsgröße von der Lichtintensität kann ich nur einige allgemeine Angaben machen, weil ich in dieser Hinsicht keine Versuchsserien mit einem und demselben Flechtenexemplar durchgeführt habe.

Tabelle 4. Flechten wassergesättigt.

Lobaria				Umbilicaria			
Nr. des Versuchs	Relative Lichtstärke	Temperatur	CO_2-Verbrauch mg/St. u. 100 qcm	Nr. des Versuchs	Relative Lichtstärke	Temperatur	CO_2-Verbrauch mg/St. u. 100 qcm
G. 14	0,2	19,5°	— 0,53				
G. 18	0,6	20,0°	— 1,89				
G. 13	0,7	20,4°	+ 0,50				
G. 13	3	20,3°	+ 0,36	G. 12	3	23,6°	— 0,13
G. 11	16	21,5°	+ 0,86	G. 10	18	20,6°	+ 1,57
G. 20	19	21,0°	+ 0,40	G. 19	25	20,5°	+ 0,68
				G. 22	68	20,0°	+ 1,23

In Tabelle 4 sind aus verschiedenen Versuchsserien Daten zusammengestellt, die sich auf Flechten in wassergesättigtem Zu-

1) Neben den an dem eigentlichen Assimilationsprozeß beteiligten Vorgängen ist auch an die arteigenen spezifischen Bedingungen der Diffusion und Adsorption der Gase, der beweglichen Stoffwechselgleichgewichte usw. zu denken. Gerade diese spezifischen Eigentümlichkeiten werden den Schlüssel zu einem Verständnis des verschiedenen Verhaltens der einzelnen Formen liefern. Es sei hier nur an die interessanten Zusammenhänge erinnert, die Henrici zwischen der Assimilation und dem Zucker-Stärkegleichgewicht aufgedeckt hat. Für die Flechten ist das Vorkommen von Stärke ebenfalls festgestellt, aber die Umsetzungen scheinen hier einen sehr langsamen Verlauf zu nehmen (Tobler 1923).

stand beziehen. Außer durch große individuelle Schwankungen sind diese Werte auch durch Temperaturdifferenzen, die sich bei dem unregelmäßigen Verlauf der Temperaturkurve nicht extrapolieren lassen, und durch die Verschiedenheit der benutzten Lichtquellen ungünstig beeinflußt.

In Fig. 15 sind die Assimilationswerte zusammengestellt, die sich aus der Fig. 11 für das Gebiet des optimalen Wassergehaltes (1,3 g bei Lobaria, 1,2 g bei Umbilicaria) ergeben. Auch diese Kurven sind mit den eben genannten Unsicherheiten behaftet, namentlich die für Umbilicaria.

So viel geht aber aus der Tabelle 4 und der Fig. 15 mit Sicherheit hervor, daß die Assimilation bei höheren Lichtstärken einen immer

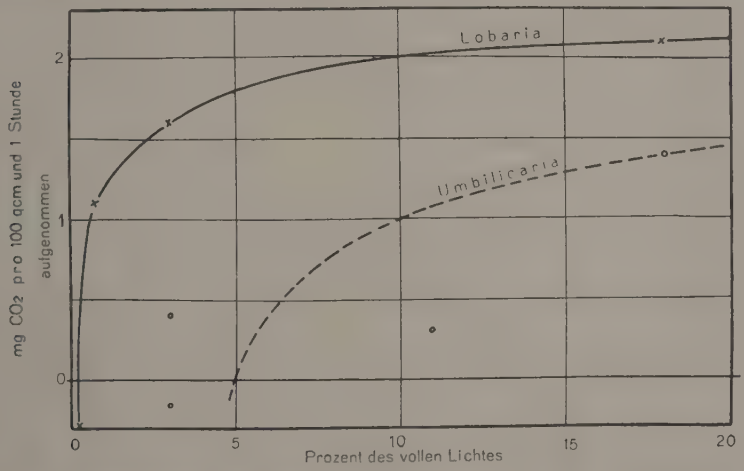


Fig. 15. Abhängigkeit des Assimilationsüberschusses von der Lichtintensität (in Prozenten des vollen mittäglichen Sonnen- und Himmelslichtes) im Juli bei Lobaria pulmonaria (L.) und Umbilicaria pustulata (L.).

schwächeren Anstieg zeigt, daß die Kurve also einen Verlauf nimmt, wie er bei allen neueren Assimilationsuntersuchungen gefunden worden ist. Wie namentlich aus der Fig. 15 und aus den Versuchsreihen G 19 und G 22 (Tabelle 3) hervorgeht, scheint ein Anstieg der Assimilation bis zu der höchsten Lichtstärke des direkten Sonnenlichtes zu erfolgen. Wenn der Endanstieg bei höheren Lichtintensitäten sehr flach verläuft, so dürfte das stark durch die Art der Ableitung der Assimilate mitbedingt sein, die bei der Flechte durch die Pilzhyphen erfolgt und sicher viel mangelhafter ist als bei Phanerogamen. Es ist bemerkenswert, daß Warburg (1919) auch für die Chlorellaalge denselben, schon

bei mittleren Lichtintensitäten sehr flachen Verlauf der Kurve fand, während bei gewissen Blattypen, wie Pinus und Picea (Stålfelt 1921, S. 256), die Assimilation bis zum vollen Sonnenlicht stark ansteigt. Für das Vorhandensein einer „Mehrgipfligkeit", die Henrici auch für die Lichtintensitätskurve annimmt, liegen in meinem Material keine Anhaltspunkte vor; ich möchte aber zu dieser Frage aus den eingangs erwähnten Gründen der Unvollständigkeit meines Materials keine Stellung nehmen[1]).

Aus der Tabelle 4 und namentlich aus der Fig. 15 ergibt sich die weitere interessante Tatsache, daß sich die beiden Flechten Umbilicaria pustulata und Lobaria pulmonaria in bezug auf ihre Assimilationsgröße wie Licht- und Schattenpflanzen verhalten. Während bei Umbilicaria (Fig. 11 und 15) bei einer Lichtstärke von 3—11%, d. h. ungefähr 1500—5500 Lux, schon die Grenze einer Assimilationsmöglichkeit erreicht ist, erzielt Lobaria noch bei 0,7 % (350 Lux) einen sicheren und bedeutenden Assimilationsüberschuß und unterschreitet den Kompensationspunkt erst bei etwa 0,2% (100 Lux). Auffallend und bemerkenswert ist aber, daß bei der höchsten Intensität des vollen Sonnenlichtes und auch in hellem diffusen Tageslicht die Assimilationsleistung beider Flechten genau gleich ist. In dieser Beziehung besteht also ein wesentlicher Unterschied gegenüber den bei Phanerogamen üblichen Verhältnissen, wo bei den höchsten Lichtintensitäten die Sonnenpflanzen den Schattenpflanzen weit überlegen zu sein pflegen. Das Analogon dazu findet sich in der Intensität der Atmung, die bei Phanerogamen (Lundegårdh 1921) bei den Schattenpflanzen viel kleiner ist als bei Sonnenpflanzen, bei unseren beiden Flechten aber keinen Unterschied zwischen Schatten- und Sonnenart erkennen läßt.

5. Die relative Intensität der Assimilation und Atmung der Flechten und der Kompensationspunkt.

Es ist von Interesse, die bei den Flechten festgestellten Assimilations- und Atmungsintensitäten mit den bei anderen Pflanzen gefundenen Werten zu vergleichen und zu sehen, was die Kombination zweier physiologisch so heterogener Partner wie Pilz und Alge gegenüber einheitlich gebauten Pflanzen zu leisten vermag.

---

1) Die Henricische Annahme scheint mir noch nicht genügend begründet. Die Tabelle 3, die sie S. 119 gibt, zeigt sehr große individuelle Schwankungen, z. B. Versuch 263/258, 261/259 und 253/266, und gibt keine klare Einsicht in die Lage und Tatsächlichkeit der einzelnen Maxima.

Vergleiche ich zunächst meine Ergebnisse mit den bisher von Flechten bekannten, so zeigen meine Werte eine sehr gute Übereinstimmung mit den von Jumelle mit einer ganz anderen Methodik gefundenen, soweit bei den unbestimmten Angaben dieses Autors über seine Versuchsbedingungen ein Vergleich möglich ist. Keine Übereinstimmung ist dagegen mit den Werten von Henrici zu finden, die, wie schon früher betont, ungeheure Schwankungen zeigen, meistens aber um das Zehnfache und mehr höher als die meinen sind. Das gilt für Assimilation und Atmung, und muß entweder auf einem sehr verschiedenen Verhalten der alpinen und Juraflechten gegenüber den von Jumelle und mir untersuchten beruhen, oder, was namentlich in Hinsicht auf die Übereinstimmung der Resultate von Jumelle und mir wahrscheinlicher ist, auf einem Fehler der Henricischen Methodik[1]).

Von Kryptogamen interessiert vor allem die Assimilationsgröße von Meeresalgen. Kniep hat dafür in Neapel Werte zwischen 1 und 2,7 mg CO_2 pro Stunde und 100 qcm bei etwa 22° und hellem diffusen Licht gefunden, und die in Helgoland festgestellten Werte bewegen sich in derselben Größenordnung. Nach Fig. 11 bewegt sich der Assimilationsüberschuß der von mir untersuchten Flechten in derselben Größenordnung, und es besteht somit vom Standpunkt dieses allerdings nicht sehr beweiskräftigen Vergleiches aus kein Grund zur Annahme, daß die Flechtenalge vom Pilz in ihrer Tätigkeit irgendwie gehemmt würde.

Ein Vergleich mit Phanerogamen wird durch die verschiedene Temperaturabhängigkeit beider Organismen sehr erschwert, da nur für wenige Phanerogamen die Temperaturkurven bekannt sind. In der Tabelle 5 stelle ich den Flechten zwei phanerogame Sonnenpflanzen und zwei Farne, von denen der erste als Sonnenpflanze, der zweite als Schattenpflanze zu betrachten ist, gegenüber. Unter optimalen Lichtbedingungen ergibt sich bei normalem CO_2-Gehalt der Luft, daß im Gebiet des ersten und zweiten Maximums der Flechtenassimilation, d. h. bei 10° und 25°—30°, die Flechte einen Assimilationsüberschuß erzielt, der den vierten bis fünften Teil von dem des Kartoffelblattes beträgt, daß dagegen im Minimumgebiet bei 20° die Flechte mit nur $^1/_{16}$ gegenüber dem Kartoffelblatt sehr ungünstig abschneidet. Abgesehen vom Minimumgebiet, erweist sich also die Flechtensymbi-

1) Übrigens sind auch die bei Phanerogamen von Henrici gefundenen Werte von einer unwahrscheinlichen Höhe. So sind Atemwerte bei 15° in einem Ausmaß von 100, ja sogar 200 mg CO_2 pro Stunde und 100 qcm häufig, während alle anderen Untersucher bei dieser Temperatur etwa 1 mg finden, und bezüglich der Assimilation gilt ähnliches.

Tabelle 5. Assimilationsüberschuß in mg/100 qcm und 1 Stunde bei optimalem Licht.

Kartoffel[1]	Tomate[2]	Eupteris[3] aquilina	Dryopteris[4] austriaca	Umbilicaria	Flechte: Kartoffel
11° **10,0**	10° **12,0**	15° **18,0**	5° **5,3**	10° **2,7**	1 : 3,7
20° **19,2**	20° **16,8**	20° **15,5**	20° **2,0**	20° **1,2**	1 : 16,0
25° **11,6**	25° **12,2**	25° **13,0**	25° **1,7**	25° **2,2**	1 : 5,3

ose von einer erstaunlichen Leistungsfähigkeit, zumal da die bei Kartoffeln und Tomaten erzielten Assimilationsleistungen im Vergleich zu den sonst bekannt gewordenen Werten relativ hoch sind. Um nur einiges zu erwähnen, so erzielt unter natürlichen Bedingungen die Sonnenblume nach Giltays Bestimmungen Leistungen von etwa 8,7 mg pro Stunde und 100 qcm. Für eine Reihe anderer Pflanzen fand derselbe Autor in Europa Werte zwischen 6 und 12, in Indien zwischen 6 und 21 mg CO_2 pro Stunde und 100 qcm. Für Nasturtium wurde der Wert 12, für Hafer 9,8, für Phaseolus 8, für Viola tricolor 7, für Oxalis 4,8 und für Stellaria nemorum 2,9 mg CO_2 pro Stunde und 100 qcm im Temperaturbereich von 20° gefunden (Lundegårdh, 1924, S. 61).

Tabelle 6. Atmung in mg CO_2/100 qcm und 1 Stunde.

Temperatur	Kartoffel[5]	Eupteris aquilina[6]	Dryopteris[7] austriaca	Umbilicaria pustulata	Flechte: Kartoffel
10°	0,6	0,7	0,6	0,2	1 : 3,0
20°	1,2	1,3	0,6	0,8	1 : 1,5
30°	2,5	2,1	0,9	1,6	1 : 1,6

In Tabelle 6 bringe ich einige Atemwerte, aus denen sich ergibt, daß bei niederen Temperaturen die Flechtenatmung nur ⅓ derjenigen von Kartoffelblättern beträgt, während bei höheren Temperaturen eine starke Annäherung erfolgt.

1) Lundegårdh 1924, Fig. 8, S. 220 Sonnenlicht.
2) Desgl., Fig. 10, S. 222 Sonnenlicht.
3) Johansson 1926, Fig. 40, S. 202 Sonnenlicht.
4) Desgl., Fig. 37, S. 197 optimales Licht von 30 %.
5) Lundegårdh 1924, Fig. 3, S. 208.
6) Johansson 1926, Fig. 21, S. 156.
7) Desgl., Fig. 20, S. 155.

Die relativ niedere Atmung der Flechten bei niederen Temperaturen wirkt auf die Stoffwechselbilanz bei diesen Temperaturen sehr günstig ein.

Die von Meyer und Deleano gefundenen Atemwerte für Vitis, Acer und Rubusblätter sind von derselben Größenordnung wie die der Kartoffelblätter, und die Atemwerte der oben für die Assimilation genannten Arten Helianthus usw. bewegen sich bei Temperaturen in der Gegend von 20° etwa zwischen 0,3 und 1,0 mg CO_2 pro Stunde und 100 qcm (Lundegårdh, l. c.).

Für Meeresalgen fand Kniep bei etwa 15° Werte zwischen 0,09 und 2,3 mg CO_2 pro 1 g Trockengewicht mit einem Durchschnitt unter 1, während Harders Durchschnitt etwa 2,4 beträgt. Meine Flechten

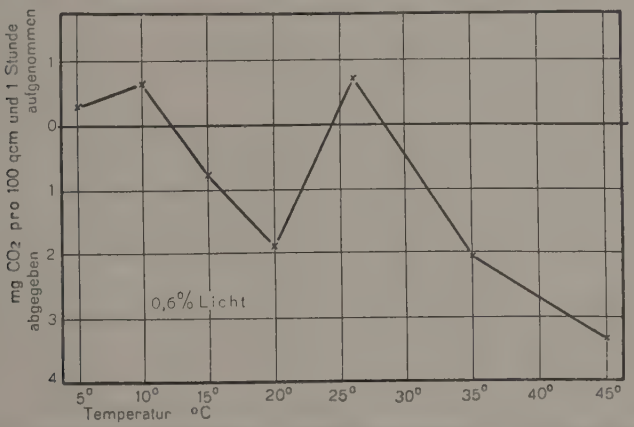


Fig. 16. Assimilationsüberschuß von Lobaria pulmonaria (L.) bei sehr schwachem Licht (0,6 % = ca. 300 Lux). 4 Kompensationspunkte (Tabelle 3, G. 18).

weisen in diesem Temperaturbereich (Minimumgebiet) eine durchschnittliche Atmung von 0,4 mg pro 1 g Trockengewicht auf.

Schließlich soll noch kurz auf die Frage des **Kompensationspunktes**, d. h. derjenigen Lichtstärke, bei der Assimilation und Atmung im Gleichgewicht sind, eingegangen werden. Man muß bei der Bewertung dieser Größe freilich berücksichtigen, daß sie nicht nur bei Sonnen- und Schattenblättern derselben Art verschieden ist, sondern sich auch bei ein und demselben Organ im Verlauf von wenigen Tagen bedeutend verschieben kann, wenn die Beleuchtungs- oder Temperaturverhältnisse geändert werden (Harder).

Bei den Flechten wird die Bestimmung des Kompensationspunktes durch die verwickelte Temperaturabhängigkeit der Assimilation kom-

pliziert. So ergibt z. B. die in Fig. 16 wiedergegebene Temperaturkurve der Assimilation bei einer Lichtstärke von 0,6% des maximalen Lichtes (etwa 300 Lux) nicht weniger als 4 Kompensationspunkte, die bei den Temperaturen von etwa 0° (?), 12°, 24° und 28° liegen; sie begrenzen abwechselnd Gebiete mit Assimilations- und Atemüberschuß, und man kann in diesem Fall nur dann von einem bestimmten Kompensationspunkt sprechen, wenn man eine bestimmte Temperatur ins Auge faßt.

Für eine Temperatur von ca. 20° ergeben sich nun aus den Fig. 11 und 15 für unsere beiden Flechten die folgenden Kompensationspunkte:

Lobaria pulmonaria etwa 0.3% des maximalen Lichtes = c. 150 Lux;
Umbilicaria pustulata „ 5% „ „ „ = c. 2500 Lux.

Eine von Stålfelt und Lundegårdh (1924, S. 89) zusammengestellte Tabelle ermöglicht den Vergleich mit einer Anzahl höherer Pflanzen bei derselben Temperatur. Es ergibt sich daraus für Schattenpflanzen ein Lichtwert (in Prozenten des maximalen Lichtes) des Kompensationspunktes von 0,3—0,8%, für Schattenfarne von 1%, für Sonnenpflanzen von 1,3—2,6%, für die Sonnennadeln von Pinus und Picea von 4,0 bzw. 7,5%. Die beiden Flechten stehen also nicht nur gegenseitig im Verhältnis von Schatten- und Sonnenpflanzen, sondern sie stimmen auch in den absoluten Werten genau mit den parallelen Erscheinungen bei den höheren Pflanzen überein, und wir sehen auch hier wieder mit Erstaunen die Übereinstimmung in der Leistung zwischen der Symbiose zweier heterogener Partner einerseits und einheitlich gebauter Pflanzen andererseits.

Bei Meeresalgen hat Kniep sehr große Unterschiede in den Kompensationspunkten gefunden, die aber der Größenordnung nach sich gleichfalls den eben genannten Werten einordnen. So ist z. B. bei Polyides der Kompensationspunkt bei 2,6% schon unterschritten, bei Porphyra andererseits bei 0,4% noch nicht erreicht (S. 14 und 15). Für eine Reihe Süßwasserpflanzen (Phanerogamen, Moose und Algen) haben Plätzer und Harder (1923) Werte gefunden, die im allgemeinen zwischen 0,2 und 0,4% Licht (100—200 Lux) liegen.

Die Größe des Quotienten Assimilation: Atmung ist bei den Flechten stark von der Temperatur abhängig. Für helles Licht sind die Werte $\frac{\text{Assimilationsüberschuß}}{\text{Atmung}}$ (1. Spalte) bzw. $\frac{\text{reine Assimilation}}{\text{Atmung}}$ (2. Spalte) ungefähr:

5°	2,2	3,2
10°	6,2	7,2
15°	3,8	4,7
20°	1,3	2,3
25°	1,8	2,7
30°	0,8	1,8

Die günstigste relative Bilanz wird also bei 10° erzielt und bedingt mit das erste Maximum des Assimilationsüberschusses, während das zweite Maximum durch eine absolute Steigerung des Stoffumsatzes, aber bei verschlechterter Bilanz erreicht wird. Bei einer Temperatur von 32—33° geht der Assimilationsüberschuß in einen Atemüberschuß über. Diese „Kompensationstemperatur" liegt etwas tiefer als diejenige bei Kartoffel- und Tomatenblättern, die von Lundegårdh in vollem Sonnenlicht bei 38°—40°, in Licht von 4°—10% bei 31—33° gefunden wurde.

B. Ökologischer Teil.

I. Einige Bemerkungen über die Anwendbarkeit experimentell physiologischer Methoden in der Ökologie und Pflanzengeographie.

In der Einleitung haben wir hervorgehoben, daß eine Methode, die nur aus morphologischen Befunden und Analogieschlüssen ihre Ergebnisse gewinnt, heute nicht mehr als exakt angesehen werden kann, und wir haben uns demgegenüber auf den Standpunkt einer experimentell physiologischen Methodik gestellt. Das soll natürlich nicht heißen, daß morphologische Untersuchungen überhaupt nicht mehr angewandt werden sollen — wir stehen hier ganz auf dem Standpunkt Fittings —, und das soll andererseits auch nicht dahin aufgefaßt werden, daß wir einer schrankenlosen Anwendung physiologischer Experimente ohne genügende Kritik das Wort reden wollen. Es wird gut sein, gleich einleitend einige Bemerkungen über die Grenzen der Verwertung morphologischer Ergebnisse in Ökologie und Pflanzengeographie zu bringen, um zu verhindern, daß die neue Methode gleich von vornherein in ähnliche Fehler verfällt wie die alte.

Eine erste große Gefahr besteht in zu weitgehenden Verallgemeinerungen der an einer oder wenigen Arten gewonnenen Ergebnisse. Diese Gefahr liegt gerade bei der physiologischen Methode sehr nahe, weil ihre Experimente einen außerordentlich hohen Zeitaufwand bedingen und deshalb im allgemeinen auf wenige Versuchsobjekte beschränkt werden müssen. So mußte sich auch in der vorliegenden Arbeit das physiologische und ökologische Experiment im

allgemeinen auf die beiden Laubflechten Lobaria pulmonaria und Umbilicaria pustulata beschränken. Ein gewisser Analogieschluß aus den hier gewonnenen Ergebnissen darf vielleicht noch auf die Mehrzahl der rinden- und felsbewohnenden Laubflechten gemacht werden. Schon bei den erdbewohnenden Laub- und Strauchflechten aber dürften die Verhältnisse in bezug auf die Wasserversorgung wesentlich anders liegen, und gar für die Krustenflechten müssen die ökologischen Verhältnisse als noch ganz ungeklärt angesehen werden.

Eine zweite gefährliche Fehlerquelle liegt in der nicht genügend kritischen Anwendung von physiologischen Versuchsergebnissen. Ich brauche in dieser Beziehung nur auf die Rolle des „Zeitfaktors" bei der Bestimmung der Assimilations- und Atmungsgrößen hinzuweisen. Wenn die Rolle des Zeitfaktors für ein Versuchsobjekt nicht genau bestimmt ist, so ist es ganz unmöglich, aus der für beispielsweise 30 Minuten bestimmten Atmungsgröße einen Schluß auf das ökologische Verhalten bei langandauernder Einwirkung einer Temperatur von derselben Höhe zu ziehen. Bei den vorliegenden Untersuchungen spielt, vom ökologischen Gesichtspunkt aus, der Zeitfaktor keine nennenswerte Rolle, weil in der Natur die Flechten in den meisten Fällen so rasch austrocknen, daß Assimilation und Atmung nur während einer Zeitspanne, die der angewandten Versuchsdauer ungefähr entspricht, stattfinden kann.

Ein dritter Umstand, der die Übertragung physiologischer Versuchsergebnisse auf ökologische Verhältnisse ganz außerordentlich erschwert, ist der große Einfluß, den das Vorleben der Versuchsexemplare auf ihre physiologische Funktion ausüben kann. Bei den Versuchen Harders (1924) genügte eine nur 3monatliche Vorbehandlung von Fontinalispflanzen bei verschiedenen Temperaturen (4°—8° bzw. 20°) zur Herausbildung eines sehr verschiedenen Verhaltens bei der Assimilation: für die Kältepflanzen lag der Kompensationspunkt (bei 18°) oberhalb 1017 MK, für die Wärmepflanzen aber unterhalb 581 MK, und die Temperaturabhängigkeit der Assimilation war bei den Wärmepflanzen in schwachem Licht gerade umgekehrt derjenigen der Kältepflanzen; während bei Temperaturerhöhung von 8° auf 18° die Assimilation bei den ersteren zunahm, fiel sie bei den letzteren ab. In ähnlicher Weise kann der Kompensationspunkt auch durch verschiedene Belichtung sehr rasch verschoben werden; bei Cladophora genügten 7 Tage verschiedener Belichtung (starke Beschattung, bzw. starke Besonnung), um Kompensationspunkte von 37 bzw. 170 MK. auszubilden (Harder 1923). Diese Versuche zeigen eindringlich ge-

nug, wie vorsichtig man die „physiologische Methode“ in der Ökologie handhaben muß. Der physiologische Versuch kann eben mit Sicherheit nur über das ökologische Verhalten des Versuchsobjektes an dem speziellen Ort und zu der speziellen Zeit der Untersuchung Auskunft geben. So ist es bei den vorliegenden Untersuchungen, die im Juli auf Hallands Väderö angestellt wurden, nicht statthaft, die Ergebnisse der Temperaturkurve der Assimilation auf Verhältnisse der gleichen oder nahe verwandter Arten in Gegenden mit anderen klimatischen Bedingungen zu übertragen, ja, es ist nicht einmal statthaft, aus den Sommerversuchen auf das Verhalten derselben Versuchsobjekte an derselben Lokalität im Herbst, Winter und Frühjahr einwandfreie Schlüsse zu ziehen.

Es ergibt sich aus alledem, daß die physiologische Methode eine ökologische und pflanzengeographische Bedeutung nur dann hat, wenn sie als „Standortsphysiologie“, d. h. unter den Bedingungen des natürlichen Standortes, an Pflanzenmaterial, das am natürlichen Standort aufgewachsen ist, und zu bestimmten Zeiten der Vegetationsperiode ausgeübt wird. Zur Durchführung dieses sehr weit gespannten und einen sehr großen Zeitaufwand erfordernden Programms wäre ein Netz von physiologisch gut eingerichteten und an pflanzengeographisch günstigen Stellen gelegenen biologischen Stationen von größter Bedeutung[1]).

II. Die ökologischen Faktoren.

1. Der Wasserfaktor.

Wir haben im physiologischen Teil gesehen, daß der Wasserhaushalt einer Flechte ganz anderen Bedingungen gehorcht, als derjenige einer Gefäßpflanze. Unsere jetzige Aufgabe ist es, zu untersuchen, wie sich dieser Wasserhaushalt unter den in der Natur gegebenen Bedingungeu verschiedener pflanzengeographischer Formationen gestaltet.

Eine regelmäßige Durchfeuchtung der Flechten ist notwendig, weil sie nur in diesem Zustand eine Assimilationstätigkeit ausüben können. Die Widerstandsfähigkeit der Flechten gegen längere Trockenperioden ist keineswegs sehr groß. Jumelle fand schon nach

1) Mit der „Entdeckung“ der noch ganz urwüchsige Verhältnisse bietenden Insel Hallands Väderö und der Anlage seiner ökologischen Station darauf hat sich Professor Lundegårdh ein großes Verdienst um die Förderung der experimentellen Ökologie erworben, und es wäre warm zu wünschen, wenn seine weiteren Bestrebungen, Sperrung der Insel und ihre Erhaltung im Naturzustand einerseits, Erweiterung und Verbesserung der Station andererseits, von Erfolg gekrönt wären.

3 Monate dauernder Trockenheit die Assimilationsfähigkeit von Cladonia rangiferina, Ramalina farinacea und Usnea barbata nach Wiederanfeuchtung so geschwächt, daß im Licht auch bei vielstündiger Exposition entweder gar kein Gaswechsel oder ein schwacher Atemüberschuß auftrat.

Bei dieser Sachlage muß die Flechte bestrebt sein, tropfbar flüssiges Wasser — denn nur solches bringt ihr Nutzen — in jeder Form und jeder Menge, das ihr als Regen, Nebel, Tau oder schmelzendem Schnee von der Natur geboten wird, möglichst schnell und restlos aufzunehmen. Für die Aufnahme des Wassers liegen in der Natur die Verhältnisse meistens sehr viel ungünstiger als in meinen Versuchen, bei denen ich die Flechten in Wasser untertauchte. Da es in der Natur meist nur einzelne Wassertropfen sind, die auf die Oberfläche der Flechte fallen, kann die Ausbildung von Einrichtungen zum möglichst vollständigen Festhalten des auftropfenden Wassers nicht in Erstaunen setzen.

Bei Umbilicaria pustulata werden solche Tropfen in den Rillen, die die Oberfläche durchziehen, aufgefangen und durch die staubartige „Epinekralschicht" aus toten Rindenbestandteilen (Fig. 12b) sofort aufgesogen[1]). Bei Lobaria pulmonaria stößt die Oberfläche einen Wassertropfen ziemlich stark ab, und es dauert mehrere Minuten, bis sie denselben allmählich aufgesogen hat. Da sind nun die leistenartigen Erhöhungen ökologisch wichtig, die die Oberfläche der Flechte in einzelne Felder zerteilen. Auch wenn man von den vielen mehr oder weniger wagrechten Lappen absieht, die sich bei reichlicher Entwicklung dieser Art vom Stamm des Baumes abheben, und die mehr oder weniger senkrecht gestellten Thalli untersucht, kann man sowohl im Versuch als auch durch Beobachtung im Freien — im Gegensatz zu Bitters Ansicht — feststellen, daß kleinere Wassertropfen am Abrollen gehindert werden oder daß dieses nur langsam und allmählich erfolgt. Diese beiden Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, wie tatsächlich die verschiedensten Einrichtungen zum Festhalten und zur raschen Aufnahme von tropfbarem Wasser verwirklicht sind. Weitere zahlreiche Beispiele findet man in den Arbeiten von Sievers, Bachmann und von Goebel.

---

1) Vgl. Bachmann 1923, dessen Modellversuche mit Brettchen im übrigen kaum einen sicheren Rückschluß auf die Flechte erlauben, da bei dem Einsägen der Rillen und dem Bohren der Löcher Querschnittsflächen des Holzes freigelegt werden, die infolge der Struktur des Holzes ein viel größeres Vermögen zur Wasseraufnahme haben als die längsgeschnittene Brettchenoberfläche.

Daß solche Einrichtungen in der Tat sehr notwendig sind, um unter den in der Natur gegebenen Verhältnissen überhaupt eine Sättigung der Flechte mit Wasser zu erreichen, lehrt folgende einfache Rechnung. Nach Fig. 10 hat eine Umbilicariaflechte von 1 g Trockengewicht eine Oberfläche von 73 qcm und braucht zur vollen Wassersättigung 1,8 g Wasser. In lufttrockenem Zustand enthält sie ca. 0,2 g. Um bei einem Regen in den Zustand der Wassersättigung zu kommen, muß sie auf einer Fläche von 73 qcm also noch 1,6 g Regenwasser auffangen. Wenn man die Annahme macht, daß bei einem Regenfall die auf 73 qcm herabfallende Regenmenge von der Flechte restlos aufgenommen wird, so sind 0,2 mm Niederschlag zur Wassersättigung notwendig, und da nach Aufhören des Regens eine sofortige Wiederaustrocknung der Flechte erfolgt, muß diese Regenmenge in ganz kurzer Zeit in einem Guß erfolgen. Solche starken Regen sind nun in unserem Klima keineswegs allzu häufig. Dabei enthält diese Rechnung aber noch die günstige Voraussetzung, daß die Flechte horizontal an einer Stelle ausgebreitet ist, die dem Regenfall frei ausgesetzt ist. Für Umbilicaria pustulata an ihren Felsenstandorten (Fig. 6) ist diese Voraussetzung, wenn auch keineswegs immer, mehr oder weniger erfüllt. Für Lobaria pulmonaria aber, die mehr oder weniger senkrecht geneigt an Buchenstämmen hängt (Fig. 8), von denen das Laubdach den größten Teil des Regens abschirmt, müssen die Wasserversorgungsverhältnisse bei Regen außerordentlich ungünstig liegen. In der Tat sind immer nur gewisse Stellen der Baumstämme und Äste besiedelt, nämlich einmal die Oberkanten von geneigten Stammteilen und Ästen, auf welche bei Regenstürmen der Regen aufpeitscht, und dann die Stellen der Stämme, an denen bei starkem Regen das Regenwasser herabläuft. Es spielt bei Lobaria für die Wasseraufnahme zweifellos die Unterseite in dem letzteren Fall eine wichtige Rolle, und die Wasseraufnahme wird begünstigt durch die Humusbestandteile und zersetzten Moosreste, die sich unter den Lobariakolonien ansammeln und wie ein Schwamm das herablaufende Regenwasser auffangen. Ähnliche Beobachtungen über die Verteilung an Baumstämmen und Ästen kann man auch bei anderen Flechtenarten machen.

Über die Schnelligkeit, mit der die Flechten im Laboratoriumsversuch das Wasser wieder abgeben, wurde schon im physiologischen Teil berichtet. In der freien Natur liegen die Verhältnisse ähnlich. Wenn ein sehr starker Regenguß erfolgt ist, dann kann die Austrocknung dadurch etwas verzögert werden, daß auf der Oberfläche noch überschüssiges Wasser liegt. Bei Umbilicaria wird diese Möglichkeit

durch die schüsselförmige Form begünstigt (Fig. 6); das überschüssige Wasser sammelt sich in den Rinnen der Flechtenoberfläche, wodurch eine Beeinträchtigung der für die Assimilation notwendigen Gasdiffusion in den Buckeln, die die Hauptmenge der Algen enthalten, vermieden

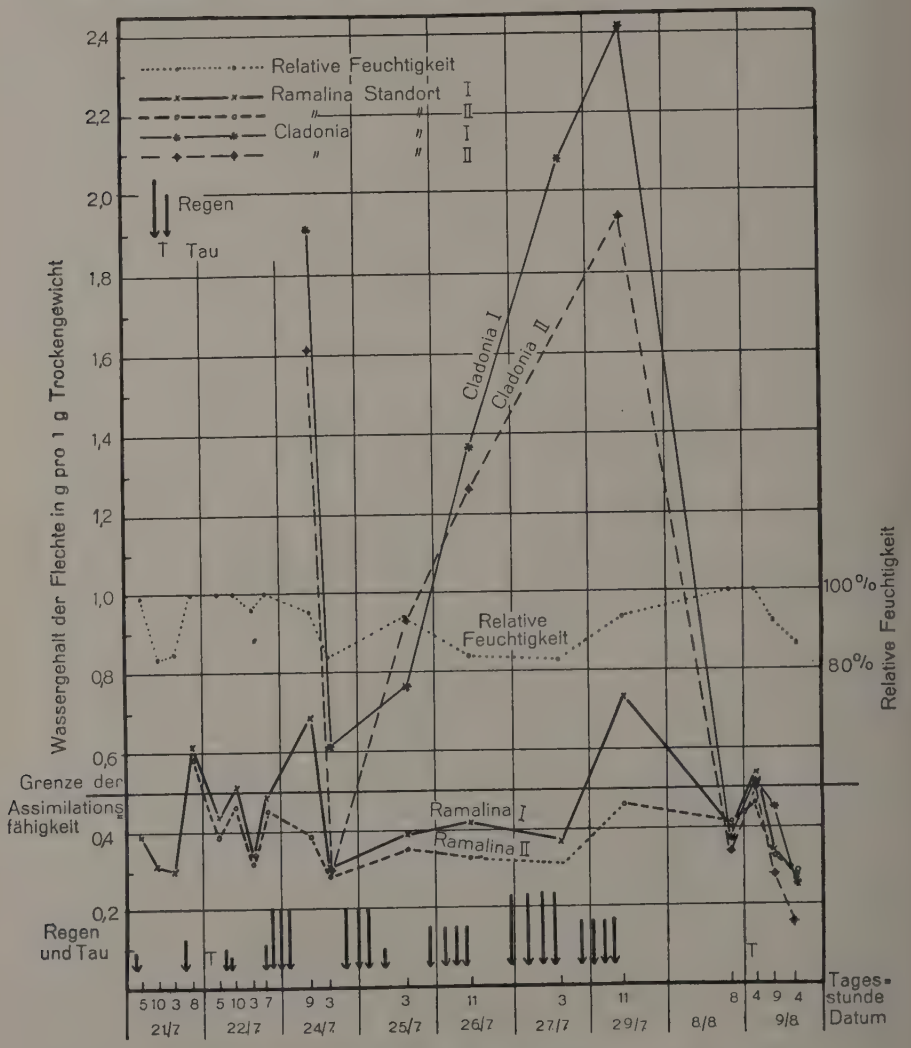


Fig. 17. Schwankungen im Wassergehalt einer Baumflechte (Ramalina fraxinea Ach.) und einer Erdflechte (Cladonia rangiferina Web.) an ihren natürlichen Standorten unter den natürlichen Klimaeinflüssen. Zeit und Menge des gefallenen Regens ist nach Schätzung durch Striche angedeutet, deren Länge ungefähr der Niederschlagshöhe entspricht. Weitere Erklärung im Text.

wird. Aber auch hier geht die Austrocknung recht schnell vonstatten. Z. B. war der 22. Juli 1926 auf Hallands Väderö ein „Regentag". Um 9^{30} vormittags erfolgte eine sehr starke Regenböe, die die Felsen und die darauf befindlichen Umbilicarien durch und durch durchnäßte. Darauf kam längere Zeit die Sonne zum Durchbruch und beschien die regentriefenden Flechten. Um 11^{15} waren die Felsen an vielen Stellen noch naß, die Flechten waren grün und feucht, hatten aber doch schon alles oberflächliche Wasser verloren, denn eine von mehreren Stellen gesammelte Probe ergab einen Wassergehalt von 1,64 g pro 1 g Trockengewicht. $1^1/_2$ Stunden später, um 12^{45} waren, obwohl unterdessen die Sonne wieder verschwunden war, die Flechten schon vollständig grau und ausgetrocknet (Wassergehalt 0,18 g pro 1 g Trockengewicht), und nur einige wenige Exemplare, die in Felsritzen saßen, in denen sich Wasser angesammelt hatte, waren noch feuchtgrün.

Wir sehen also, daß auch an „Regentagen" die Flechten sich keineswegs in einem Zustand dauernder Durchfeuchtung befinden, sondern daß auf Zeiten von Durchfeuchtung während einzelner Regengüsse schnell verlaufende Perioden rascher Austrocknung und längere Zeiten inaktivierender Trockenheit folgen. Diese Verhältnisse werden auch durch 2 Versuchsreihen klar beleuchtet, die ich im Juli 1923 in Prerow (Vorpommern) durchgeführt habe. An zwei verschiedenen Standorten wurden Flechten der folgenden Arten mit dünnem Draht in natürlicher Lage exponiert und von Zeit zu Zeit gewogen. Nach Abschluß der Versuchsreihen wurde das Trockengewicht bei 110° bestimmt und daraus der auf das Trockengewicht bezogene Wassergehalt für die einzelnen Versuchszeiten berechnet. Verwendet wurden die folgenden Arten: Cladonia rangiferina (L.) Web.
Parmelia physodes (L.) Ach.
Parmelia furfuracea (L.) Ach.
Evernia prunastri (L.) Ach.
Ramalina fraxinea Ach.
Usnea hirta (L.).

Die erste Versuchsstelle befand sich in einem Grasgarten mit zerstreut stehenden Obstbäumen auf dem horizontal streichenden Ast eines sehr schwach belaubten Apfelbaumes. Die Flechten waren auf der Oberkante nach Westen exponiert, mit Ausnahme der Cladonia, die in dürrem Gras am Fuß des Baumes lag. Die zweite Versuchsstelle war an einem schräg liegenden Weidenstamm in 1,5 m Höhe, ebenfalls nach Westen exponiert, aber dem Westwind viel mehr ausgesetzt (doppelte bis fünffache Windstärke) als die Versuchsstelle 1. Die Cladonia lag

am Rand eines Kartoffelfeldes. Zu beiden Versuchsstellen hatten Licht und Regen reichlich Zutritt.

Die Ergebnisse sind in Fig. 17 dargestellt. Da sich an jedem Standort die verschiedenen Baumflechtenarten auch quantitativ fast gleich verhielten, ist für jeden Standort nur die Kurve einer Art (Ramalina fraxinea) gezeichnet; die Erdflechte Cladonia dagegen erfordert eine besondere Darstellung. Um die Kurven ökologisch werten zu können, muß man bedenken, daß zu einer wirksamen Assimilationsfähigkeit ein Wassergehalt von mindestens 0,5 g pro 1 g Trockengewicht erforderlich ist. Trotzdem die Versuche bei ausgesprochenem Regenwetter durchgeführt wurden, ergibt sich aus den ermittelten Werten für die Baumflechten, daß der Mindestwassergehalt für die Ausübung der Assimilationstätigkeit nur während sehr beschränkten Zeiträumen erreicht wurde. Am 21. 7. bewirkte ein Regenschauer um 6p die 8^{15}p gemessene schwache Durchnässung. Aber am nächsten Morgen um 5^{15}a waren die Flechten, trotzdem in der Nacht etwas Tau gefallen war, schon wieder weitgehend ausgetrocknet, und ein schwacher Regen am Vormittag konnte nicht hindern, daß die Austrocknung im Laufe des Tages weitere Fortschritte machte. Um 7p begann stärkerer Regen, der sich auch in der Nacht fortsetzte. Am nächsten Morgen (24. 7.) 9a war das Gras stark naß. Die Flechten zeigten am Standort 1 eine allerdings bei weitem nicht maximale Wasserdurchfeuchtung, während am Standort 2 der Wind den ganzen Wassergewinn bereits wieder vollständig zunichte gemacht hatte. Ein trockener Vormittag mit etwas Sonnenschein brachte die Flechten an beiden Versuchsstellen bis 3^{15}p in vollständig lufttrockenen Zustand. Der 25. 7., 26. 7. und 27. 7. brachten häufige, zum Teil starke Regenfälle; trotzdem lagen die Flechten zu den Wägezeiten — am 26. 7. nur eine halbe Stunde, am 27. 7. nur 1¾ Stunden nach Aufhören des Regens! — unter dem Mindestwassergehalt. In der Nacht und am Vormittag des 29. 7. fiel dauernder Regen, der zu vollständiger Durchnässung der Flechten führte. Er hörte um 9^{30}a auf und schon um 11a hatten die Flechten den größten Teil des aufgenommenen Wassers — die Wassersättigung ist erst bei etwa 2 g Wasser auf 1 g Trockengewicht erreicht — wieder abgegeben. Der letzte Versuchstag soll die Wirkung des Taues zeigen. Die Nacht zum 9. 8. hatte das Gras stark betaut, aber die Wirkung auf die Flechten war sehr schwach und für eine Assimilationstätigkeit kaum ausreichend, trotzdem fast Windstille herrschte und die Wägung schon um 4^{30}a beim ersten Tagesgrauen vorgenommen wurde; eine noch geringere Tauwirkung war am 22. 7. vorhanden.

Sehr viel günstiger ist, wie aus der Fig. 17 hervorgeht, die Wasserbilanz der Erdflechte Cladonia rangiferina. Das ist in erster Linie auf die sehr geringe Wirkung des Windes am Erdboden zurückzuführen, für die ich bei früherer Gelegenheit Zahlenbelege gegeben habe (Stocker 1923). Um hier noch ein speziell auf die Renntierflechte bezügliches Beispiel anzuführen, maß ich am 21. 4. 1923 auf der Calluna-Cladonia rangiferina-Heide in der Umgegend von Bremerhaven folgende Windstärken:

In 2 m Höhe . . . . . 8,7 m/sec.
Neben Cladonia rangiferina auf einer freien, flechtenbewachsenen Heidestelle mit nur vereinzelten kleinen Callunabüschen . . . . . 0,5 m/sec.
Neben Cladonia rangiferina unter alten Callunabüschen 0,0 m/sec.

Es ist also die relative Windstille, die den Erdflechten ein langsameres Austrocknen ermöglicht.

Recht günstig gestaltet sich die Wasserbilanz der Flechten an starken Nebeltagen. Die vom Wind bewegten Nebeltröpfchen gewährleisten eine gleichmäßige und stets erneuerte Durchfeuchtung der Flechte. Wo aber Nebel fehlt und die Flechten auf die Durchnässung durch Regen und Tau angewiesen sind, liegen die Verhältnisse in den meisten Fällen sehr ungünstig. Eine vollständigere Auswertung dieser Einsicht für Ökologie und Pflanzengeographie der Flechten wird aber erst erlaubt sein, wenn wir auch die anderen Außenfaktoren näher ins Auge gefaßt haben.

2. Der Lichtfaktor.

Die Ökologie des Lichtfaktors soll zunächst für Umbilicaria pustulata und Lobaria pulmonaria während der Sommermonate besprochen werden, weil erst für diese Objekte exakte Assimilationsbestimmungen vorliegen, die eine begründete Ansicht über die Lichtökologie erlauben.

Umbilicaria pustulata steht auf ihrem Felsenstandort (Fig. 6) im vollen Lichtgenuß. Da sie nur in wassergesättigtem Zustande assimilieren kann, sind vom ökologischen Gesichtspunkt aus die absoluten Lichtmengen, die an Regentagen zur Verfügung stehen, von Interesse. Im vorigen Abschnitt habe ich ein Beispiel für einen Regentag mit einzelnen Regenböen und dazwischenliegenden Sonnenscheinperioden angeführt. An solchen Tagen steht die durchnäßte Flechte also zeitweise im Genuß der maximalen Lichtstärke, und wir haben im physiologischen Teil gesehen, daß die Assimilationsintensität bis zu der maximalen Lichtstärke anwächst. Wie steht es aber mit den Lichtverhält-

nissen während solcher Regenzeiten, die eine dauernde Verhängung des Himmels mit schweren Regenwolken mit sich bringen? Ich habe an solchen Tagen mit Wynnes Infallible-Belichtungsmesser am natürlichen Standort Lichtmessungen gemacht. An 3 verschiedenen Tagen maß ich um die Mittagszeit trotz schwerer Bewölkung, teilweise sogar während des Regens, am horizontal gehaltenen Instrument Schwärzungszeiten von 6,5 bzw. 6,5 bzw. 4,3 Sekunden. Das sind Lichtintensitäten, bei denen die Assimilation dieser Flechte nicht allzuviel unter den maximalen Assimilationsintensitäten liegt und die weit über dem Kompensationspunkt bei etwa 42 Sekunden liegen (Tabelle 1 und 3).

Sehr viel anders steht es mit der Lichtökologie von Lobaria pulmonaria. Der Standort dieser Flechte an Buchenstämmen ist ein ganz extremer Schattenstandort, der Lichtgenuß beträgt $^1/_{30}$—$^1/_{50}$ und noch weniger. Am 22. 7. um 8^{30} a maß ich an der Buche, von der meine Versuchsflechten genommen wurden, am Fuß des Stammes am horizontal neben abstehende Lobarialappen gehaltenen Instrument eine Schwärzungszeit von 420 Sek., in 1 m Höhe am vertikal neben Lobarialappen gehaltenen Instrument 330 Sek. Es hatte in der Nacht geregnet und die Flechten hatten einen Wassergehalt von 1,36 g; die Temperatur war 16°. Da der Kompensationspunkt dieser Flechte bei 20° bei etwa 425 Sek. liegt und da bei 16° im Gebiet des ersten Assimilationsmaximums die Assimilation beträchtlich stärker ist, muß zu dieser Zeit ein allerdings nur geringer Assimilationsüberschuß erzielt worden sein. Oft liegen die Verhältnisse aber viel ungünstiger und zweifellos unter dem Kompensationspunkt. So fand ich am nächsten Tag an derselben Stelle um 3^{30} p 640 Sek. Schwärzungszeit. Wenn man nun die Standorte von Lobaria pulmonaria zu den verschiedenen Tagesstunden und bei jedem Wetter besucht, so macht man bald die Beobachtung, daß im Leben dieser Flechte offenbar die Sonnenflecken, die bei geeignetem Sonnenstand durch Lücken im Laubdach des Buchenwaldes hindurchfallen, eine große Rolle spielen. Immer findet man die großen Lobariaschilder an Stellen der Stämme, die nicht nur dem Regen, sondern auch dem Sonnenlicht Zutritt gewähren, d. h. nach Lücken im Laubdach und nach Lichtungen hin orientiert (Fig. 7 und 8). Um mir ein Bild von dem tatsächlichen Lichtgenuß der Flechte in „Sonnenflecken" zu machen, habe ich z. B. am 25. 7., einem stürmischen Tag mit starken Regenböen, in einer Pause zwischen zwei Böen, in der die Sonne zum Durchbruch kam, um 4 p an einer ganzen Reihe von Lobariakolonien an verschiedenen Buchenstämmen Lichtmessungen mit vertikal neben Lobarialappen gehaltenem Instrument ausgeführt. Ich maß an Stellen, auf die

gerade Sonnenflecken fielen, Schwärzungszeiten von 4,3, 4,3, 4,3, 11, 11 und 26 Sekunden, an einer nicht von der Sonne beschienenen Stelle aber 650 Sekunden. So groß sind die Unterschiede und so bedeutend ist die Lichtintensität, die in den Sonnenflecken der Flechte auch an Regentagen zur Verfügung stehen kann; die Fig. 8 gibt davon einen ungefähren Eindruck. Die im physiologischen Teil hervorgehobene Tatsache, daß die Assimilation von Lobaria trotz ihres Charakters als Schattenflechte bis zum maximalen Sonnenlicht dauernd zunimmt, erscheint nun ökologisch bedeutungsvoll zur Ausnützung der Sonnenflecken. Daß der Kompensationspunkt sehr tief liegt, ermöglicht ihr auch ohne Sonnenflecken zwar keinen nennenswerten Assimilationsüberschuß, aber doch eine ungefähre Kompensation des Atmungsverlustes. Diese „Schattenassimilation" wird im Frühjahr, Herbst und Winter, wenn die Bäume unbelaubt sind, vermutlich eine größere Rolle als im Sommer spielen.

Umbilicaria und Lobaria dürfen in Bezug auf den Lichtgenuß als zwei extreme Typen von Licht- und Schattenflechten angesehen werden. Die Mehrzahl unserer übrigen Blatt- und Strauchflechten reiht sich zwischen sie ein. Über den relativen Lichtgenuß einer größeren Anzahl Arten haben Wiesner und Zukal zahlreiche Untersuchungen gemacht. Absolut vergleichbare Messungen mit Wynnes Infallible besitze ich für einige Flechtenarten aus der Umgebung Bremerhavens. Es hat aber wenig Zweck, auf Einzelheiten einzugehen, bevor man nicht diese Daten auf exakte Assimilationsbestimmungen beziehen kann. Ich will nur erwähnen, daß der Lichtgenuß der Renntierflechte dem vollen Licht meist nahekommt und daß ich für Parmelia physodes zu den verschiedensten Jahres- und Tageszeiten und an den verschiedensten Standorten Schwärzungszeiten zwischen 25 und 50, manchmal auch bis 100 Sekunden gemessen habe. Diese so weitverbreitete und massenhaft auftretende Rindenflechte wächst also unter weit höheren Intensitäten als die Lungenflechte.

Von Interesse ist die Frage, wie die Lichtstärken bei dichtem Nebelwetter sind. Ich besitze darüber einige Messungen vom 31. 3. 1923, wo bei dichtem Nebel zwischen 9 und 12 a das freie diffuse Oberlicht eine Schwärzungszeit von 15 Sek. bedingte, während neben den triefend nassen Flechtenbehängen an noch unbelaubten Bäumen 30—60 Sek. gemessen wurden. Wenn man die frühe Jahreszeit bedenkt, so ergibt sich aus diesen Daten jedenfalls so viel, daß die Schwächung des diffusen Lichtes durch Nebel nicht allzu groß ist. Das ist wichtig im Hinblick auf die im vorigen Abschnitt festgestellte Tatsache, daß gerade die Nebelbildung sehr günstige Wasserbilanzverhältnisse für die Flechten schafft.

Von einem besonderen Gesichtspunkt aus muß der Lichtgenuß der Flechten in ausgetrocknetem Zustand betrachtet werden. Hier kann es sich ja nicht mehr um die Erzielung eines Assimilationsgewinnes handeln, sondern hier kommt es wohl auf einen Schutz der Algenzellen gegen die Wirkung übermäßiger Belichtung an. Daß ein solcher Schutz notwendig ist, zeigt das Verhalten der einzigen Luftalgen, die sich in das grelle Sonnenlicht wagen, der tropischen Trentepohliaarten, die in ihrem Hämatochrom einen besonderen Lichtschutz besitzen (van Oye). Für die Flechtenalgen hat diese Funktion die Flechtenrinde übernommen. Wir haben gesehen, daß die Flechtenrinde in ausgetrocknetem Zustand mit zahlreichen kleinen Lufträumen durchsetzt ist. Diese wirken wie eine Mattscheibe auf das aufstrahlende Licht zerstreuend, die Flechtenrinde ist in diesem Zustand undurchsichtig und die grüne Farbe der Algenschicht nicht zu erkennen. Sobald aber die Rinde durchnäßt ist, die Hyphen gequollen und die Lufträume verkleinert sind, ist die Rinde homogen genug, um wie eine normale Glasplatte zu wirken und die grüne Farbe der Algen durchscheinen zu lassen. Daß viele Flechten, und gerade Sonnenflechten, über den Algenschichten noch besondere Farbstoffilter entwickeln, muß unter demselben Gesichtspunkt betrachtet werden.

3. Der Kohlensäurefaktor.

Für die tatsächliche Assimilationsgröße am Standort ist auch der Kohlensäuregehalt der die assimilierenden Teile umgebenden Luft von Bedeutung (vgl. vor allem Lundegårdh).

Der Standort von Umbilicaria pustulata auf den Felsklippen (Fig. 6) hat eine so schwache Bodenatmung des felsigen Untergrundes und ist der Luftbewegung so stark ausgesetzt, daß die Flechte in einer Luft von normalem Kohlensäuregehalt, wie er in meinen Versuchen Verwendung fand, assimiliert.

Anders bei Lobaria pulmonaria! Prof. Fehér hat im Buchenwald von Hallands Väderö an einer Stelle mit üppiger Entwicklung von Lobaria während meines Aufenthaltes dort sorgfältige Serienbestimmungen des CO_2-Gehaltes der Luft ausgeführt. Indem ich bezüglich der Einzelheiten auf seine eigene Veröffentlichung verweise (s. S. 316 dieses Heftes), teile ich hier nur einige für uns interessante Ergebnisse mit, die mir Herr Prof. Fehér in freundlichster Weise zur Verfügung gestellt hat. Im Durchschnitt der während mehrerer Wochen mehrmals täglich ausgeführten Bestimmungen ergaben sich folgende Kohlensäuregehalte:

in 0,3 m Höhe 0,779 mg CO_2 pro Liter.
„ 3 „ „ 0,748 mg „ „ „

Da während derselben Zeit nach meinen eigenen Analysen der Kohlensäuregehalt der freien Atmosphäre am Laboratorium und Umbilicariastandort im Durchschnitt 0,592 mg betrug, ergibt sich für den Lobariastandort ein Mehr an CO_2 von 32% in 0,3 m Höhe, bzw. von 26% in 3 m Höhe. Nach den Erfahrungen an anderen Objekten wird man annehmen dürfen, daß die Assimilation von Lobaria durch den erhöhten CO_2-Gehalt um etwa denselben Prozentsatz gesteigert wird. Da diese Flechte, wie wir im vorigen Abschnitt sahen, unter besonders ungünstigen Lichtverhältnissen steht, ist die Steigerung der Assimilation durch den Kohlensäurefaktor des Standortes von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

4. Der Temperaturfaktor.

Der Temperaturfaktor spielt bei den Flechten insofern eine außergewöhnliche Rolle, als sowohl die Assimilation als auch die Atmung sehr tiefe Minimumgebiete aufweisen. Auf die grundsätzlichen Schwierigkeiten, die einer ökologischen Deutung dieser physiologischen Befunde entgegenstehen, habe ich schon im ersten Abschnitt des ökologischen Teiles (S. 383) hingewiesen. Ich beschränke mich deswegen hier auf einige ökologische Betrachtungen für die beiden auf Hallands Väderö untersuchten Arten an ihrem natürlichen Standort.

Für den Assimilationsüberschuß fand sich sowohl für Umbilicaria als auch für Lobaria ein tiefes Minimum bei 20° und zwei Maximagebiete bei 10°—15° bzw. 25°—30°. Diese Feststellungen sind im Juli gemacht. Ich habe zu derselben Zeit die Lufttemperaturen mit einem Registrierthermometer im Thermometergehäuse neben dem Umbilicariastandort gemessen. Für die regnerischen Tage vom 20. 7. bis 28. 7. — die trockenen Tage scheiden ja für die Assimilationstätigkeit aus — ergeben sich für die Tageszeiten von 6a—6p die folgenden maximalen und minimalen Temperaturwerte:

20. 7.	19°—25°
21. 7.	17°—23°
22. 7.	16°—20°
23. 7.	15°—19°
24. 7.	17°—24°
25. 7.	16°—19°
26. 7.	15°—14°
27. 7.	14°—17°
28. 7.	15°—19°

Es liegt im Juli also die Möglichkeit vor, daß die durchfeuchtete Flechte bei der Temperatur des Minimumgebietes arbeiten muß, und die Temperaturkurve der Assimilation erscheint für diesen Monat vom ökologischen Standpunkt aus keineswegs als günstig. Nun ist aber der Juli auf

Hallands Väderö der wärmste Monat. Über die Temperaturverhältnisse der übrigen Jahreszeiten kann man sich in Vallins schöner Arbeit über Hallands Väderö orientieren. In Tabelle 14 S. 77 gibt er für alle Wochen des Jahres die Maxima- und Minimatemperaturen. Aus dieser Tabelle gebe ich für jeden Monat die Werte derjenigen Woche, die das niedrigste Maximum hat, in der Überlegung, daß damit am besten die Verhältnisse bei Regenwetter getroffen werden.

Monat	Max.	Min.
April . . .	8,4°	—0,2°
Mai	12,0°	4,2°
Juni	14,0°	8,0°
Juli	17,4°	12,4°
August . . .	16,2°	10,0°
September . .	15,2°	10,0°
Oktober . .	11,6°	6,1°
November . .	3,0°	—3,6°

Daraus ergibt sich, und auch die Figuren 10 und 11 bei Vallin bestätigen das, daß vom Mai bis in den Oktober die Temperaturen bei Regenwetter um 10°—15° herum, also durchaus im Gebiet des ersten Assimilationsmaximums liegen und daß nur im Juli das Minimumgebiet bei 20° öfters erreicht wird. Das zweite Maximumgebiet ist auf Hallands Väderö ökologisch bedeutungslos.

Diese Überlegungen enthalten die Annahme, daß die Temperatur der assimilierenden Flechte der Lufttemperatur ungefähr gleich ist. Ob diese Annahme auch für in vollem Sonnenlicht assimilierende Flechten zutrifft, müßte experimentell geprüft werden. Ich hatte vorläufig noch keine Gelegenheit, solche Messungen durchzuführen, aber ich halte es nach den Erfahrungen, die man bei Blättern von Phanerogamen gemacht hat (vgl. z. B. Vallin)[1]), für sehr wahrscheinlich, daß auch die sonnenbestrahlte Flechte so lange ungefähr die Lufttemperatur aufrechterhalten kann, als sie noch Wasser durch Verdunstung abgibt. Sobald sie allerdings austrocknet und die zugestrahlte Wärme nicht mehr in Verdampfungswärme umsetzen kann, geht ihre Temperatur zweifellos in die Höhe. Es trat dies in meinen Assimilationsversuchen sehr augenfällig in Erscheinung: Sobald die Flechte ausgetrocknet war, gelang es im Sonnenlicht trotz verstärktem Durchlauf von Kühlwasser nicht, eine Temperaturerhöhung um 4°—5,5° in der Flechtenküvette zu verhindern (Tabelle 1, Versuche G 7 und G 8).

Um die Vorgänge, die sich in einer durchnäßten, von der Sonne beschienenen Flechte abspielen, richtig zu verstehen, muß man sich an

1) Clum (Bot. Zentralbl. 1926, 8, S. 366) gibt neuerdings größere Differenzen zwischen Blatt- und Lufttemperatur an.

die Temperaturkurve des Gaswechsels (Fig. 13) erinnern: Schon bei Temperaturen zwischen 30° und 35° geht der Assimilationsüberschuß auch im hellsten Licht in einem ganz außerordentlich jähen Abfall in einen starken Atemüberschuß über, der sofort ungeheuer hohe Verluste bedingt. Die Flechte muß daher unter allen Bedingungen in wassergesättigtem Zustand Temperaturen über 30° – 35° vermeiden. Daraus erklärt sich die Notwendigkeit der „hemmungslosen", durch Bestrahlung ohne weiteres gesteigerten Wasserabgabe durch die Flechte, wobei die Verdampfungswärme eine Temperatursteigerung über das zulässige Maß hinaus verhindert, daraus erklärt sich auch, sobald die zur Verfügung stehende Wassermenge ausgegeben ist, die Notwendigkeit eines raschen Überganges in den ausgetrockneten Zustand, in dem nun zwar die Temperatur rasch hochgeht — es sind bis 55° gemessen —, in dem aber die Temperatursteigerung nicht mehr gefährlich wirkt, weil die Atmung in diesem Zustand auf einen geringen und wahrscheinlich nur sehr wenig temperaturabhängigen Betrag herabgesetzt ist. Mit dieser Auffassung stimmen die Beobachtungen Schades an den Felswänden der Sächsischen Schweiz sehr gut überein; dort ist die Gyrophora-Facies, in der sich oft auch Umbilicaria findet, entweder an steilen Felswänden, wo die Bestrahlung infolge des steilen Lichteinfalls gemildert ist, oder auf sehr windexponierten horizontalen Felskuppen, wo — nach unserer Deutung! — die gesteigerte Verdunstung einer zu starken Erwärmung entgegenwirkt, ausgebildet. Man sieht eben auch hier wieder recht anschaulich, wie grundverschieden der Wasserhaushalt einer Flechte von dem einer Gefäßpflanze ist!

Das Atmungsminimum fällt mit dem ersten Assimilationsmaximum zusammen; vielleicht liegt es einige Grade tiefer. Die Lage des Atmungsminimums ist für die Nachtzeiten von Wichtigkeit. Sein Zusammenfallen mit dem Assimilationsmaximum wird ökologisch verständlich, wenn man bedenkt, daß auf Hallands Väderö im Sommer und Herbst die Unterschiede zwischen Tag- und Nachttemperatur bei bedecktem Himmel ganz außerordentlich gering sind und oft noch nicht einmal 1°—2° betragen (vgl. die Fig. 11 S. 78 bei Vallin).

Diese ganzen Überlegungen haben zur Voraussetzung, daß der Verlauf der Temperaturkurve von Assimilation und Atmung im Lauf der Sommermonate sich nicht wesentlich ändert. Es scheint mir dies allerdings sehr wahrscheinlich. Über die Verhältnisse während der kalten Jahreszeit kann ich nichts sagen, weil mir dafür die physiologischen Grundlagen fehlen.

5. Die Bilanz des Flechtenstoffwechsels.

Wenn schon bei Gefäßpflanzen die Aufstellung einer Bilanz des Assimilations- und Atmungsstoffwechsels recht schwierig ist, so erst recht bei einer Flechte. Denn während eine Gefäßpflanze dank der Größe und der physiologischen Regulierbarkeit ihres Wasservorrates eine gewisse Stetigkeit der Assimilations- und Atemgröße erreicht, verläuft das Leben einer Flechte in regellosen Sprüngen, je nach ihrer Benetzung und Austrocknung.

Um wenigstens eine gewisse Vorstellung über die Größenordnung und den Verlauf des Flechtenstoffwechsels zu gewinnen, können wir in folgender Weise vorgehen: Die Sommermonate Juni bis September bringen auf Hallands Väderö im Monatsdurchschnitt etwa 61 mm Niederschlag (Vallin S. 94). Um den Einfluß der Niederschlagsmenge auf den Flechtengaswechsel berechnen zu können, müßte man wissen, wie lange Zeit sich die Flechte während des Tages und während der Nacht in wasserdurchtränktem Zustand befindet. Das würde eine fortlaufende Beobachtung oder Registrierung am Standort erfordern, die ich nicht besitze. Man kann aber aus meteorologischen Erfahrungen ungefähr die Zahl der Stunden entnehmen, in denen eine Regenmenge fällt, die zur Durchfeuchtung der Flechte genügt. Wenn wir die ganze folgende Berechnung auf 100 qcm Fläche einer Umbilicaria pustulata beziehen, so haben wir (S. 387) berechnet, daß zur Durchnässung theoretisch wenigstens 0,2 mm Niederschlag nötig sind, in Wirklichkeit natürlich mehr, da eine gleichzeitige Verdunstung stattfindet. Ich habe nun aus dem meteorologischen Jahrbuch 1924 für Bremen für den Monat Juni, der an 23 Tagen einen Gesamtniederschlag von 69 mm, also etwas mehr als in Hallands Väderö brachte, die Stunden zwischen 6 a und 6 p zusammengezählt, an denen 0,3 und mehr Millimeter Niederschlag fielen. Es sind das 24 Stunden. Ich nehme nun an, daß während dieser 24 Stunden eine beinahe maximale Assimilation im Gebiet des ersten Assimilationsmaximums, also rund 2 mg Assimilationsüberschuß pro Stunde und 100 qcm stattfindet (Fig. 13). Diese Annahme wird ungefähr das Richtige treffen, wenn man bedenkt, daß in vielen Fällen bei nur 0,3 mm Niederschlag überhaupt keine genügende oder eine nur Bruchteile der Zeit dauernde Benetzung erfolgen wird, daß dagegen bei stärkerem Niederschlag eine länger als eine Stunde dauernde Durchfeuchtung eintreten wird. Unter diesen Voraussetzungen ergibt sich ein monatlicher Assimilationsüberschuß von nur $24 \cdot 2 = 48$ mg CO_2.

Demgegenüber steht der Verlust durch Atmung, der sich aus dem Atemverlust bei Durchfeuchtung während der Nacht und dem in ausgetrocknetem Zustand während der Nacht und während des Tages zusammensetzt. Für den ersteren ergeben sich aus der meteorologischen Tabelle nach denselben Prinzipien, die wir bei der Assimilationsberechnung benützt haben, 21 Nachtstunden. Wir machen die optimistische Annahme, daß auch in der Nacht trotz Tau und höherer Luftfeuchtigkeit die Durchfeuchtung nur diese 21 Stunden andauert und nehmen in ebenfalls optimistischer Weise an, daß die Atmung im Minimumgebiet verläuft und 0,4 mg pro Stunde beträgt. Dann bekommen wir den monatlichen Atemverlust I zu $21 \cdot 0{,}4 = 8{,}4$ mg CO_2.

Den Atemverlust II in ausgetrocknetem Zustand während der 28 übrigbleibenden Tage des Monats nehmen wir wiederum in optimistischer Weise zu 0,04 mg pro Stunde an, wobei wir auf die erhöhten Atemverluste bei hoher Luftfeuchtigkeit und Belichtung keine Rücksicht nehmen (Tabelle 2). Dann erhalten wir den monatlichen Atemverlust II zu $28 \cdot 24 \cdot 0{,}04 = 27$ mg CO_2.

Den Assimilationsgewinn im Monat erhalten wir durch Substraktion der beiden Atemverluste vom Assimilationsüberschuß zu 13 mg CO_2 im Monat. Nehmen wir für alle Monate denselben Assimilationsgewinn wie für den Juli an — eine sicher optimistische Annahme —, so ergibt sich ein Jahresgewinn von nur 156 mg CO_2 oder 100 mg Kohlehydrat.

Diese Größe erlaubt einen Vergleich mit den Zuwachsbeobachtungen, die Fink an Umbilicaria pustulata gemacht hat. Er fand bei 7—8jähriger Beobachtungszeit eine Zunahme des Durchmessers von 0,36 cm im Jahre. Eine mittelgroße Umbilicaria, wie sie bei meinen Versuchen benutzt wurde, hat bei einem Trockengewicht von 0,500 g in trockenem Zustand eine Fläche von 30 qcm. Auf diese Fläche erfolgt nach unserer Rechnung eine jährliche Trockengewichtszunahme von 0,033 g, der eine Flächenzunahme um 2 qcm entspricht, so daß die Fläche nach Ablauf des Jahres auf 32 qcm gewachsen ist. Nimmt man die Flächen in beiden Fällen kreisförmig an, so ergeben sie die Radien zu 3,10 und 3,20 cm. Der jährliche Zuwachs des Durchmessers beträgt also nach unserer Rechnung 0,20 cm, was eine gute Übereinstimmung mit dem von Fink gemessenen Wert bedeutet, wenn man bedenkt, daß nach Nienburgs Untersuchungen ältere Flechten, um die es sich bei meinen Versuchen handelte, langsamer wachsen als jüngere.

Mit den Zuwachsgrößen von Gefäßpflanzen verglichen, führen also die Flechten ein recht kümmerliches Dasein.

Wie außerordentlich langsam sie infolge ihrer schlechten Bilanz wachsen, geht auch sehr schlagend aus den Abbildungen hervor, die Nienburg in der Zeitschrift für Botanik 1919, Bd. 11, vom Wachstum von Parmelia physodes und Parmelia furfuracea an einem günstigen Flechtenstandort gibt. An Nienburgs Untersuchungen ist auch bemerkenswert, welch große Rolle das Licht für den Flechtenhaushalt spielt. Exemplare von Parmelia physodes mit vollem Lichtgenuß wuchsen 5 mal so schnell als solche an halb schattigem Standort. Das ist nach unseren Feststellungen nicht verwunderlich. Da der Gaswechsel einer Flechte stets knapp an der Kompensationsgrenze liegt, muß sich jeder Mehrgewinn an Assimilaten im Flechtenhaushalt stark bemerkbar machen, und da die Assimilation bis zu den höchsten Lichtstärken, wenn auch sehr langsam, ansteigt, ist auch ein kleiner Assimilationsgewinn durch Erhöhung der Lichtstärke ökologisch sehr bedeutungsvoll.

Aus der Bilanzrechnung geht auch zahlenmäßig hervor, daß Trockenzeiten für die Flechten keineswegs eine Zeit völliger Ruhe darstellen, sondern im Gegenteil sehr stark ins Gewicht fallende Substanzverluste verursachen. Daraus erklärt sich die von Jumelle experimentell bewiesene und auch aus der geographischen Verbreitung der Flechten hervorgehende Tatsache, daß die Flechten gegen Trockenperioden von mehr als einigen Wochen sehr empfindlich sind. Dabei ist eine wasserdampfreiche Atmosphäre ohne tropfbares Wasser in Form von Regen und Nebel für die Flechte nur nachteilig, weil sie wohl eine Steigerung der Atmung bewirkt, aber keine Möglichkeit der Assimilation bietet (Tabelle 2). Auch bei der ökologischen Bewertung von nächtlichem Taufall wird man in jedem einzelnen Fall „Nutzen und Schaden“ sorgfältig gegeneinander abwägen müssen; man wird in Rechnung zu bringen haben einerseits die Erhöhung des Atemverlustes durch die Durchfeuchtung während der Dunkelheit und andererseits die Möglichkeit des Assimilationsgewinnes bei anbrechendem Tag, wobei namentlich bei direkter Sonnenbestrahlung auf die Geschwindigkeit der Austrocknung zu achten sein wird.

Wenn ich eben von „Nutzen und Schaden“ gesprochen und den nächtlichen Atemverlust als „Schaden“ bezeichnet habe, so gilt das natürlich nur vom Standpunkt des Stoffgewinnes aus. Es ist leicht möglich, daß die Perioden nächtlicher Durchfeuchtung in anderer Beziehung für den Gesamthaushalt der Flechten sehr nützlich und notwendig sind, z. B. für die Ableitung und Verteilung der Assimilate, die Stoffaufnahme der Pilzhyphen, das Wachs-

tum usw. Leider wissen wir über alle diese Dinge noch gar nichts; es bleibt vorläufig nur übrig, mit allem Nachdruck zu betonen, daß hier vorläufig eine Grenze für die Auswertung unserer experimentellen Ergebnisse liegt und daß wir vom Verständnis des Gesamthaushaltes der Flechten noch weit entfernt sind.

Ein paar Worte sollen noch der Bedeutung dieser Bilanzbetrachtungen für das allgemeine Symbioseproblem der Flechte gewidmet werden. Wenn wir uns dabei auf die höheren Laub- und Strauchflechten beschränken, so scheint aus den Berechnungen hervorzugehen, daß eine „autotrophe" Ernährung unter günstigen Außenbedingungen tatsächlich möglich ist. Einigermaßen zweifelhaft erscheint das aber für Arten, die wie Lobaria unter sehr ungünstigen Lichtverhältnissen leben und doch eine außerordentlich üppige Entwicklung zeigen. In diesen Fällen liegt die Annahme nahe, daß sich auch der Pilz am Erwerb des Kohlenstoffs beteiligt. Bei den reichlichen Mengen von abgestorbenen Rindenteilen, Moosresten, Humus- und Staubteilchen, die sich stets unterhalb und zwischen den Lagern ansammeln, dürften dem Pilz neben anorganischen Nährstoffen auch geeignete Kohlenstoffquellen zur Verfügung stehen. Die wiederholt betonten Beziehungen vieler Flechten zu ihrer Unterlage, für die Nienburg 1919 neue Belege gebracht hat, würden mit einer solchen Annahme in Übereinstimmung stehen. Der Gesamteindruck, der sich aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt, ist jedenfalls der, daß das Zusammenleben der beiden Partner in den Grenzen des Möglichen so fein abgestimmt ist — man denke z. B. auch an die von Nienburg 1916 beschriebenen „Schiebehyphen" und Wanderalgen —, daß es unmöglich ist, von einem „Parasitismus" zu reden. Ob man dann das Verhältnis des Pilzes zur Alge als „Symbiose" oder als „Helotismus" bezeichnen will, scheint mir mehr eine Geschmacksfrage zu sein; mir erscheint die erstere Benennung zutreffender, schon deshalb, weil zweifellos erst das Zusammenwirken beider Partner die Besiedelung vieler Standorte erlaubt, die für die Flechten kennzeichnend sind. Diese Ausführungen sollen sich, um das noch einmal zu betonen, nur auf die höher organisierten Blatt- und Strauchflechten beziehen; bei anderen Gruppen, die wir auch zu den Flechten zu rechnen pflegen, liegen die Verhältnisse, soweit die bisherigen sehr spärlichen Beobachtungen überhaupt ein Urteil erlauben, wenigstens teilweise sicher anders, so z. B. bei gewissen rindenbewohnenden Krustenflechten, die mit zunehmendem Saprophytismus eine wachsende Unabhängigkeit des Pilzes von der Alge zeigen (Frank, Zukal 1891), oder bei den interessanten tropischen parasitischen Blattflechten (Fitting 1910).

III. Zur physiologischen Pflanzengeographie der Flechten.

Der Gedanke reizt, die gewonnenen physiologischen Kenntnisse auch auf die Pflanzengeographie der Flechten anzuwenden. Damit betreten wir freilich ein völliges Neuland, liegt doch sogar die systematische Pflanzengeographie der Flechten noch in den ersten Anfängen. Wir müssen uns natürlich auch bei den pflanzengeographischen Betrachtungen auf die Flechtengruppe der Blatt- und Strauchflechten beschränken, die aber im Landschaftsbild den Charakter der Flechtenvegetation bestimmen.

Wenn wir uns auf die genannten Gruppen beschränken, so ist für die geographische Verbreitung und Eigenart der Flechtenformationen wie bei den Phanerogamen der „Wasserfaktor“ in erster Linie entscheidend, aber der Wasserfaktor in einem anderen Sinne wie bei den Phanerogamen. Während bei den letzteren der Wassergehalt des Bodens ausschlaggebend ist, kommt es bei den Flechten auf die Möglichkeit an, tropfbares Wasser aus der Luft aufnehmen zu können. Wenn man die geographische Verbreitung üppig entwickelter Flechtenformationen mit den klimatischen atmosphärischen Wasserverhältnissen der Standorte vergleicht, so drängt sich die Überzeugung auf, daß es nicht so sehr auf die Menge und Häufigkeit des Regens ankommt, als vielmehr auf die Häufigkeit und Dichte des Nebels. Vergleicht man z. B. den Brocken als einen Gebirgsstandort mit stark entwickelter Flechtenformation mit Potsdam als einen Ort in der Ebene mit wenig Flechten, so ist an beiden Orten die jährliche Niederschlagsmenge 164 cm bzw. 58 cm, die Zahl der Niederschlagstage 233 bzw. 169, die Zahl der Nebeltage aber 274 bzw. 43. Dabei ist die Verteilung der Nebeltage über die Jahresperiode auf dem Brocken für die Flechtenassimilation insofern noch viel günstiger als in Potsdam, als dort Nebel gleichmäßig im ganzen Jahr auftritt, in der Ebene aber fast nur im Winter. So hat der Juli auf dem Brocken 21 Nebeltage, in Potsdam aber nur einen (Hann-Süring S. 281). Außerdem hat das Gebirge sehr häufig Nebel in den Mittagstunden, was bei der starken Lichtabhängigkeit der Flechtenassimilation von großer Bedeutung ist, während in der Ebene hauptsächlich Frühnebel auftreten.

Daß die Regenmenge bei der geographischen Verteilung der Flechten nicht die Hauptrolle spielt, geht auch daraus hervor, daß in Skandinavien große Flechtenheiden in Niederschlagsgebieten mit unter 90 cm Niederschlagshöhe liegen (Du Rietz) und daß dort auch die Zahl der Niederschlagstage keineswegs groß ist, in Abisko in

Schwedisch-Lappland z. B. 150, also weniger als in Potsdam (169). Dagegen sind die häufigen Nebel auch im Sommer für diese Gebiete sehr charakteristisch. Kiehlmann schreibt z. B. über Russisch-Lappland: „Dichter, bisweilen wochenlang anhaltender Nebel, der alles durchnäßt und zeitweise von feinem Staubregen kaum zu unterscheiden ist, ist für die Sommermonate der Küstengegenden geradezu charakteristisch." (Schimper S. 701.) Auch für die durch Üppigkeit hervortretenden Flechtenstandorte anderer Temperaturklimate finden wir immer wieder die Nebelhäufigkeit betont: Für die tropischen Regenwälder betont Schimper: „Moose und Flechten sind in solchen tief gelegenen Wäldern als Epiphyten schwach entwickelt; ihre eigentliche Heimat ist die höher gelegene kühle Region der Nebel" (S. 318). Für das Kapland schildert Marloth, wie die Bergregion nach unten durch die Grenze der Südost-Wolken begrenzt ist, die auch im Sommer beim Überjagen der Berge zwar keinen Niederschlag bringen, aber alles mit unendlich vielen kleinen Nebeltröpfchen vollständig durchnässen. Hier sind alle Felswände mit üppig entwickelten Flechten überzogen und namentlich auf der Südostseite finden sich richtige „Flechtengärten". Um endlich noch ein letztes Beispiel zu bringen, so hat Berninger in der nordchilenischen Wüste eine extreme „Nebelvegetation" gefunden, die aus einer Tillandsiaart und zahlreichen Flechten besteht und ihr Wasser ausschließlich aus den häufigen Nebeln entnimmt. Der enge Zusammenhang von Flechtenentwicklung und Nebelhäufigkeit erklärt sich durch unsere physiologischen Befunde ohne weiteres (S. 391).

Die Erdflechten, z. B. die bestandbildenden Cladonien, sind, wie S. 391 näher auseinandergesetzt wurde, vielleicht von der Nebelhäufigkeit unabhängiger, weil sie infolge ihres Standortes am Erdboden das durch die Niederschläge und den Tau erhaltene Wasser länger halten und ausnützen, vielleicht sogar die Bodenfeuchtigkeit aufnehmen können (Sievers). Damit hängt vielleicht die pflanzengeographische Tatsache zusammen, daß die Renntierflechte auch in Gebieten mit keineswegs üppiger Flechtenentwicklung, wie z. B. in der nordwestdeutschen Heide, in großen zusammenhängenden und gut entwickelten Beständen auftritt.

Unmöglich ist es vorläufig, sich über den Einfluß des Temperaturfaktors auf die Flechtengeographie ein sicheres Bild zu machen. Aus der ausgeprägten Temperaturkurve der Assimilation bei Umbilicaria und Lobaria muß man schließen, daß die Temperatur sicher eine sehr große Rolle spielt. Es ist auffallend, daß zwei in ihren Standortsansprüchen so verschiedene Arten wie die beiden genannten genau dieselbe Temperaturkurve besitzen. Man wird daraus schließen dürfen,

daß ähnlich scharfe Temperaturabhängigkeiten bei den höheren Flechten zumindest sehr verbreitet sind, aber wie die Minima und Maxima in verschiedenen Gegenden und bei verschiedenen Arten liegen, das ist ohne experimentelle Untersuchungen nicht zu sagen. Sicher werden hier Unterschiede bestehen, worauf schon die geographische Verbreitung gewisser xerothermer Formen hinweist (vgl. z. B. Suza). Legen wir einmal die Maxima und Minima von Umbilicaria und Lobaria zugrunde, so liegt das erste Maximumgebiet bei 10°—15°, ein Minimumgebiet bei 20° und ein zweites Maximumgebiet bei 25°—30°. In den nordischen Flechtenheiden liegen die Sommertemperaturen im Gebiet des ersten Maximums. Für Abisko z. B. habe ich aus dem meteorologischen Bericht für das Jahr 1924 die Temperaturen der auf Niederschläge folgenden Stunden ausgezogen und sie vom Juni bis September zwischen etwa 10°—15°, also im Gebiet des ersten Maximums liegend gefunden. Auf dem Brocken liegen die Sommertemperaturen ebenfalls in diesem Bezirk bei etwa 10°; im deutschen Flachland dagegen sind im Sommer während mehrerer Monate Temperaturen um 20° herum, also im Minimumgebiet, häufig, und es ist immerhin möglich, daß neben der geringen Nebelhäufigkeit, die sicher die Hauptrolle spielt, auch die Temperaturverhältnisse für ein starkes Wachstum der Flechten nachteilig sind. Um noch zwei andere Beispiele von möglichen Temperatureinflüssen zu streifen, so wird in Memel unter dem Einfluß eines mehr kontinentalen Klimatyps das Minimumgebiet bei 20° im Frühsommer rasch durchschritten, und es wird im Hochsommer auch an Regentagen öfters das Gebiet des zweiten Maximums erreicht. Dies wären also für die Flechten günstigere Verhältnisse. Im Mittelmeergebiet dagegen wird das Minimumgebiet im Mai und Juni ziemlich lange berührt. In den Tropen liegt die Temperatur in den tiefen Lagen, z. B. in Batavia, im Gebiet des zweiten Maximums, während die eigentlichen Flechtenlagen in den nebelreichen Bergregionen wohl ins Gebiet des ersten Maximums fallen; jedenfalls gibt Haberland (S. 225) vom einem reichen Flechtenstandort in der javanischen Bergregion um 10a eine Temperatur von 15,7° an. Aber wir sind mit diesen letzten Betrachtungen schon zu sehr in das Gebiet der Spekulation gekommen und wollen es deshalb lieber weiteren experimentellen Untersuchungen überlassen, in diese interessanten Fragen Licht zu bringen.

Inhalt und Zusammenfassung.

A. Physiologischer Teil.

I. Über den Wasserhaushalt einiger Laub- und Strauchflechten (S. 335).

1. Allgemeine Bemerkungen über die Besonderheiten des Wasserhaushaltes der Flechten (S. 335).

Der Wasserhaushalt der Flechten unterscheidet sich in folgenden Punkten grundsätzlich von dem der Gefäßpflanzen: 1. Bei der Flechte ist keine Trennung von wasseraufnehmenden und wasserabgebenden Organen vorhanden, beide Funktionen werden durch die Rinde erfüllt, und es besteht deshalb nicht die Möglichkeit eines Transpirationsschutzes im Sinne der Gefäßpflanzen. 2. Der Wasservorrat der Flechten ist extrazellular als Quellungswasser der Hyphenwände und als kapillar adhärierendes Wasser gebunden.

2. Die Aufnahme und Abgabe von Wasserdampf (S. 337).

Die Quellbarkeit der Hyphenwände verursacht in wasserdampfgesättigter Luft eine Aufnahme von Wasserdampf durch die Flechte, die aber nach einem ersten steileren Anstieg sehr langsam verläuft (Fig. 1), während die Wiederabgabe des aufgenommenen Wasserdampfes in trockener Luft sehr rasch vor sich geht (Fig. 1). In beiden Fällen verhält sich die Flechte wie ein quellbarer Körper (Fig. 2), ihre Gewichtsänderung in Luft von schwankendem Feuchtigkeitsgehalt geht parallel mit den Änderungen eines Haarhygrometers (Fig. 3).

3. Die Aufnahme und Abgabe von tropfbar flüssigem Wasser (S. 340).

Beim Eintauchen in Wasser findet eine erstaunlich rasche Wasseraufnahme statt. Schon nach 5 Sekunden ist über die Hälfte der überhaupt aufnehmbaren Wassermenge absorbiert und 2 Minuten genügen zur vollen Wassersättigung (Fig. 4). Die Erscheinung erklärt sich dadurch, daß das Wasser zunächst kapillar in die luftgefüllten Zwischenräume bzw. Hyphenlumina[1]) einstürzt und dann sofort von den quellenden Hyphen mit sehr großer Oberfläche aufgenommen wird. Die Schnelligkeit der Wasseraufnahme ist ökologisch sehr bedeutungsvoll.

Die Wasserabgabe erfolgt ebenfalls sehr rasch: Im Sommer beginnen wassergesättigte Flechten in der Sonne schon nach $^1/_2$ Stunde

1) Bei den untersuchten Flechten dürfte es sich nur um luftgefüllte Hyphenlumina handeln. Mit dem S. 342 gebrauchten Ausdruck Interstitien sind allgemein diese Lufträume, nicht echte Interzellularräume gemeint.

spröde zu werden und sind nach $^3/_4$—1 Stunde vollständig ausgetrocknet; im Schatten dauert die Austrocknung etwa doppelt so lange (Fig. 5).

Alle untersuchten Flechtenarten zeigten in ihrem Wasserhaushalt dasselbe einfache Verhalten von Quellkörpern.

II. Versuche über Assimilation und Atmung (S. 345).

1. Probleme und Methoden (S. 345).

Die Assimilations- und Atmungsversuche wurden in der Hauptsache mit Lundegårdhschen Glockenapparaten (Fig. 9), die bei kurzer Versuchsdauer sehr genaue CO_2-Bestimmungen erlauben, auf der ökologischen Station in Hallands Väderö ausgeführt. Es wurde in strömender Luft mit natürlichem Kohlensäuregehalt der CO_2-Umsatz einer Fels- und Sonnenflechte (Umbilicaria pustulata) und einer Baum- und Schattenflechte (Lobaria pulmonaria) bestimmt (Fig. 6—8). Die Berechnung des CO_2-Gaswechsels erfolgte auf Oberfläche und Gewicht; bei der Berechnung auf die Oberfläche ist zu beachten, daß die Größe der Oberfläche vom Wassergehalt abhängig ist (Fig. 10).

2. Der Gaswechsel in Abhängigkeit vom Wassergehalt der Flechten (S. 355).

a) Der Gaswechsel nasser Flechten (S. 355).

Der Assimilationsüberschuß wächst bei allen Lichtstärken mit zunehmendem Wassergehalt der Flechte bis zu einem Maximum, das bei etwa 1,3—1,5 g Wasser pro 1 g Trockengewicht liegt, und fällt von hier ab mit höher steigendem Wassergehalt; die Atmung verhält sich ähnlich (Tabelle 1, Fig. 11). Der Anstieg der Assimilationskurve beruht auf der mit wachsendem Wassergehalt zunehmenden physiologischen Aktivierung der Algenzellen, während der Abstieg bei Beginn der Wassersättigung auf die physikalische Erschwerung der Gasdiffusion in der Flechtenrinde, die durch Quellung der Hyphenwände und Wasserfüllung der Lufträume hervorgerufen wird, zurückzuführen ist.

b) Der Gaswechsel trockener Flechten (S. 363).

Die Untersuchung erfolgte mit Lundegårdhschen Kammerapparaten. Man muß unterscheiden zwischen Flechtenexemplaren, die bei trockenem Wetter „lufttrocken“ sind und solchen, die in einer wasserdampfgesättigten Atmosphäre „luftfeucht“ geworden sind (Tabelle 2). In beiden Fällen ist ein nachweisbarer Gaswechsel vorhanden, der stets, und zwar auch im Licht jeder Intensität, einen Atemüberschuß hervorruft. Der Atemüberschuß wächst sowohl mit zunehmender Lichtintensität als auch mit zunehmender Feuchtigkeit der Flechte. Auf das Trockengewicht berechnet, ist die Atmung trockener Flechten etwa 100mal so groß als diejenige ruhender Gerstensamen.

3. Die Temperaturkurve von Assimilation und Atmung (S. 368).

Die Temperaturuntersuchungen wurden mit wassergesättigten Flechten mit 15 Minuten Vorerwärmung und 30 Minuten Versuchsdauer, also unter möglichster Ausschaltung des Zeitfaktors, ausgeführt (Tabelle 3, Fig. 13, 14, 16).

a) Atmung (S. 370).

Die Atmungskurve fällt von der niedrigsten untersuchten Temperatur von 5° ab mit steigender Temperatur bis zu einem Minimum bei 10°—15° und steigt von da nach dem van't Hoffschen Gesetz (Fig. 13). Nach den Angaben in der Literatur ist es möglich, daß auch bei anderen Objekten ähnliche Minimagebiete der Atmung auftreten.

b) Assimilation (S. 372).

Die Temperaturkurve des Assimilationsüberschusses (Fig. 13, 16) steigt von der niedrigsten untersuchten Temperatur von 5° ab zu einem ersten Maximum bei 10°—12°. Dann folgt ein scharfer Abfall zu einem tiefen Minimum bei 20°. Ein neuer Anstieg führt zu einem zweiten Maximum bei 25°, das zwischen 30° und 35° steil zum Kompensationspunkt abfällt. Dieser Verlauf der Kurve tritt bei allen Lichtstärken auf. Wenn man die „reine Assimilation" als Summe von Assimilationsüberschuß und Atmung im Dunkeln berechnet, so zeigt auch die Kurve der reinen Assimilation dieselbe Temperaturabhängigkeit (Fig. 14).

Der Verlauf der Temperaturkurve der untersuchten Flechten läßt sich mit der Kurve vergleichen, die Lundegårdh für die Blätter einiger Phanerogamen gefunden hat. Die Maxima und das Minimum sind aber bei den Flechten sehr viel stärker ausgebildet und haben eine etwas andere Lage. Eine physiologische Erklärung für das Zustandekommen der Temperaturkurve ist vorläufig unmöglich; der Verlauf der Kurve weist darauf hin, daß die Assimilation ein komplexer Prozeß ist.

4. Die Assimilation in Abhängigkeit von der Lichtintensität (S. 376).

Die Assimilation scheint mit zunehmender Lichtintensität erst steil, dann sehr flach bis zu den höchsten Lichtwerten des maximalen Sonnen- und Himmelslichtes anzusteigen (Tabelle 4, Fig. 15). Umbilicaria pustulata und Lobaria pulmonaria verhalten sich wie Licht- und Schattenpflanzen. Es besteht aber dabei insofern ein Unterschied gegenüber den Phanerogamen, als bei der Schattenflechte die Assimilation bei den höchsten Lichtstärken gerade so hoch ansteigt wie bei der Sonnenflechte. Auch in der Atmungsgröße bestehen keine Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenflechten.

5. Die relative Intensität der Assimilation und Atmung und der Kompensationspunkt (S. 378).

Der Assimilationsüberschuß der Flechten ist von derselben Größenordnung wie der der Meeresalgen. Auch im Vergleich mit Phanerogamen erweist sich die Flechtensymbiose in Hinsicht auf die Assimilationsfähigkeit von einer erstaunlichen Leistungsfähigkeit, die sich vor allem bei niederen Temperaturen äußert; bei optimalem Licht ist das Verhältnis Assimilationsüberschuß Umbilicaria zu Assimilationsüberschuß Kartoffel bei 10° 1:3,7, bei 20° 1:16,0 und bei 25° 1:5,3 (Tabelle 5).

Die Atmung in wassergesättigtem Zustand verhält sich zu der von Kartoffelblättern bei 10° wie 1:3,0, bei 20° wie 1:1,5 (Tabelle 6).

Der Kompensationspunkt liegt bei einer Temperatur von 20° bei Lobaria pulmonaria bei etwa 150 Lux, bei Umbilicaria pustulata bei etwa 2500 Lux. Bei phanerogamen Schatten- und Lichtpflanzen hat man ähnliche Werte gefunden. Infolge der eigenartigen Temperaturabhängigkeit der Flechtenassimilation gibt es bei Versuchsserien mit niederen Lichtintensitäten vier Kompensationspunkte bei vier verschiedenen Temperaturen (Fig. 16).

Das Bilanzverhältnis $\frac{\text{Assimilationsüberschuß}}{\text{Atmung}}$ ist bei den Flechten bei 10° am günstigsten.

B. Ökologischer Teil (S. 383).

I. Einige Bemerkungen über die Anwendbarkeit experimentell-physiologischer Methoden in der Ökologie und Pflanzengeographie (S. 383).

Die Benutzung physiologischer Methoden in der Ökologie kann zu Fehlern führen, wenn sie nicht kritisch genug angewandt wird. Solche Fehler können entstehen bei zuweitgehender Verallgemeinerung physiologischer Versuchsergebnisse, bei unvollständiger Bewertung der physiologischen Bedingungen (z. B. Zeitfaktor) und bei Nichtberücksichtigung des Vorlebens der Versuchsobjekte. Für ökologische und pflanzengeographische Untersuchungen ist eine möglichst weitgehende „Standortsphysiologie“ anzustreben.

II. Die ökologischen Faktoren.

1. Der Wasserfaktor (S. 385).

Die Flechten benötigen zur Ausübung der Assimilationstätigkeit eine Benetzung mit tropfbar flüssigem Wasser (Regen, Nebel, Tau);

hohe Luftfeuchtigkeit allein ist nutzlos und verursacht nur erhöhte Atmung. Bei Umbilicaria, Lobaria und anderen Flechten sind Einrichtungen zum möglichst vollständigen Auffangen der Regentropfen und des an den Baumstämmen herablaufenden Regenwassers vorhanden. Zur Erreichung der vollen Wassersättigung ist im günstigsten Falle eine Regenmenge von mindestens 0,2 mm notwendig, die in kurzer Zeit fallen muß.

Wasserhaltige Flechten geben aber in der Natur das Wasser sehr rasch wieder ab, so daß auch an Regentagen lange Perioden inaktivierender Trockenheit vorhanden sind (Fig 17). Erdflechten (Cladonia) bleiben infolge der am Erdboden geringeren Windstärke länger feucht.

Nebeltage sind für die Wasserbilanz der Flechten besonders günstig, weil sie allein eine dauernde Durchnässung gewährleisten.

2. Der Lichtfaktor (S. 391).

Umbilicaria pustulata steht an ihrem Standort in vollem Lichtgenuß. Auch bei Regenwetter, selbst bei Verhängung des Himmels mit schweren Regenwolken, ist die Lichtstärke groß genug, um eine starke Assimilation zu ermöglichen.

Bei der Schattenflechte Lobaria pulmonaria dagegen ist die Lichtstärke am Standort so gering, daß normalerweise ein nur geringer oder gar kein Assimilationsüberschuß erzielt werden kann. Für diese Flechte ist von großer Bedeutung, daß an vielen Regentagen Sonnenscheinperioden zwischen Regenböen auftreten und dann „Sonnenflecken" durch Lücken im Laubdach hindurch die nasse Flechte treffen (Fig. 7 und 8). So erklärt sich die physiologische Tatsache, daß die Assimilation von Lobaria trotz ihres Charakters als Schattenflechte bis zum maximalen Sonnenlicht dauernd zunimmt.

Umbilicaria und Lobaria können als extreme Typen von Licht- und Schattenflechten angesehen werden. Die Schwächung des Lichtes, die bei dichtem Nebel eintritt, ist nur gering; auch bei Nebelwetter kann eine ausgiebige Assimilation stattfinden. In ausgetrocknetem Zustand wirkt die Flechtenrinde mit ihren zahlreichen kleinen Lufträumen als Lichtschutz für die darunterliegenden Algen.

3. Der Kohlensäurefaktor (S. 394).

Umbilicaria assimiliert in einer Atmosphäre von normalem Kohlensäuregehalt. An den Standorten von Lobaria dagegen ist der Kohlensäuregehalt etwa 30% höher. Die dadurch ermöglichte Assimilationssteigerung ist bei dem geringen Lichtgenuß dieser Flechte von ökologischer Bedeutung.

4. Der Temperaturfaktor (S. 395).

Auf Hallands Väderö liegen die Lufttemperaturen an Regentagen vom Mai bis in den Oktober um 10°—15° herum, die Flechten assimilieren also im Gebiet des ersten Assimilationsmaximums; nur im Juli wird bisweilen das Minimumgebiet der Assimilation erreicht. Die nur wenige Grad tieferen Nachttemperaturen liegen im Gebiet des Atmungsminimums.

Es ist für die Flechten von vitaler Wichtigkeit, bei Sonnenbestrahlung in wassergesättigtem Zustand eine Erhöhung der Temperatur über 30°—35° zu vermeiden. Es gelingt ihnen dies durch eine außerordentlich rasche Wasserabgabe, die die aufgestrahlte Wärme als Verdampfungswärme bindet, und die Möglichkeit, in einen ausgetrockneten Zustand mit auch bei hoher Temperatur stark herabgesetztem Atmungsgaswechsel überzugehen. Der Wasserhaushalt einer Flechte ist also ökologisch ganz anders zu bewerten als derjenige einer Gefäßpflanze.

5. Die Bilanz des Flechtenstoffwechsels (S. 398).

Eine ungefähre Berechnung der unter den klimatischen Bedingungen von Hallands Väderö durch Assimilation gewonnenen und durch Atmung verlorenen Kohlehydratmengen ergibt für 100 qcm Oberfläche von Umbilicaria pustulata einen Jahresgewinn von nur 100 mg Kohlehydrat. Dieses Ergebnis stimmt mit den beobachteten geringen Zuwachsgrößen überein. Mit dem Stoffgewinn und den Zuwachsgrößen von Gefäßpflanzen verglichen, fristen die Flechten ein sehr kümmerliches Dasein. Trockenzeiten stellen für sie keineswegs eine Zeit völliger Ruhe dar, sondern verursachen große Substanzverluste durch Atmung, die sich bei hoher Luftfeuchtigkeit ohne tropfbare Niederschläge noch vergrößern. Ebenso kann Taufall erhöhte Atemverluste bedingen. Man darf aber nicht außer acht lassen, daß die Perioden nächtlicher Durchfeuchtung in anderer Beziehung für den Gesamthaushalt der Flechten vielleicht notwendig sind (Ableitung der Assimilate, Stoffaufnahme der Pilzhyphen, Wachstum).

In Hinsicht auf das Symbioseproblem ergibt sich, daß bei Umbilicaria eine „autotrophe Ernährung“ möglich ist. Für Lobaria erscheint das zweifelhaft, und die Annahme liegt nahe, daß sich hier auch der Pilz am Erwerb des Kohlenstoffs beteiligt. In beiden Fällen sind Pilz und Alge in ihrem physiologischen Verhalten so fein aufeinander abgestimmt, daß man nicht von einem Parasitismus reden kann, sondern das Verhältnis von Pilz und Alge am besten als „Symbiose“ bezeichnet.

Im Gesamtbereich der Flechtengruppe liegen aber die Beziehungen zwischen Pilz und Alge in den einzelnen Gruppen wahrscheinlich sehr verschieden.

III. Zur physiologischen Pflanzengeographie der Flechten (S. 402).

Für die geographische Verbreitung der höheren Flechten ist in erster Linie der Wasserfaktor entscheidend, aber nicht als Bodenfeuchtigkeit wie bei den Phanerogamen, sondern als tropfbar atmosphärisches Wasser, namentlich in Form von Nebel. Für alle Standorte mit üppiger Flechtenentwicklung (Gebirge, Nordland, tropische Regenwälder, Bergregion des Kaplandes, Teile der nordchilenischen Wüste) sind nicht so sehr die Regenmenge und Regenhäufigkeit als vielmehr Häufigkeit, Dichte und Tagesperiode des Nebels kennzeichnend. Die Erdflechten (Cladonia) sind wahrscheinlich vom Nebel weniger abhängig und treten auch in Gebieten mit reichlichen und regelmäßigen Niederschlägen, aber ohne besonders starke Nebelbildung bestandbildend auf.

Der Einfluß des Temperaturfaktors auf die geographische Verbreitung der Flechten läßt sich vorläufig aus Mangel an experimentellen Grundlagen im einzelnen nicht übersehen. Es ist wahrscheinlich, daß in den meisten Flechtengebieten zu den Niederschlagszeiten die Temperatur im Bereich des ersten Assimilationsmaximums liegt, aber es besteht die Möglichkeit, daß in manchen Fällen auch das Gebiet des zweiten Assimilationsmaximums ausgenützt werden kann.

Nachtrag bei der Korrektur.

Die ausführliche Arbeit v. Goebels ist unterdessen unter dem Titel „Ein Beitrag zur Biologie der Flechten“ in den Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1926, **36** erschienen. Aus der Fülle wertvoller Beobachtungen an zahlreichen Flechtentypen sei hier nur auf einiges eingegangen, was mit der vorliegenden Arbeit in unmittelbarer Beziehung steht.

v. Goebel kommt zu dem Ergebnis, daß die Quellung der Hyphenwände das bei weitem wichtigste Moment bei der Wasserspeicherung der Flechten ist. Er unterscheidet nach der Benetzbarkeit der Wände „Quell“- und „Luft“-Hyphen; die letzteren sind durch ausgeschiedene Flechtensäuren unbenetzbar gemacht. „Die Algen leben in einem heteromeren Flechtenthallus in einer gegen Wasserinfiltration geschützten Luftschicht“ (S. 9), und wir „können den gewöhnlichen geschlossenen Flechtenthallus betrachten als ein System, das aus zwei

quellungsfähigen Häuten und einer Luftschicht besteht, durch deren Hyphen die obere und untere Haut miteinander in Verbindung stehen" (S. 22). v. Goebel kommt also, von anderen Fragestellungen ausgehend, zu denselben Anschauungen, die ich in der vorliegenden Arbeit entwickelt habe, und er hält es ebenfalls für besser, das Verhältnis von Alge und Pilz nicht als „nur Helotismus", sondern als Symbiose zu bezeichnen.

Sehr interessante Ausführungen finden sich dann über die „Atemöffnungen" der Rinde (vgl. S. 362 vorliegender Arbeit), deren weite Verbreitung und deren Wirksamkeit für die Erleichterung des Gasaustausches nachgewiesen wird. Einrichtungen dieser Art finden sich auch bei Lobaria pulmonaria; für diese Art weist auch v. Goebel nach, daß die Unterseite zur Wasseraufnahme befähigt ist und daß die Oberseite selbst bei senkrechter Stellung das Abfließen eines Wasserüberzuges verhindert.

Was die Art der Wasserbewegung in der Flechtenrinde angeht, so scheint v. Goebel anzunehmen, daß die Wasserleitung nur durch fortschreitende Quellung der Hyphenwände und durch Leitung in den Hyphenzellen erfolgt; er erwähnt jedenfalls nichts von der Möglichkeit eines raschen kapillaren Eindringens des Wassers in die Lufträume der trockenen Rinde, in dem ich einen Hauptgrund der so überraschend schnellen Wasseraufnahme sehe (vgl. S. 342 meiner Arbeit). Wie mir scheint, wird die Richtigkeit meiner Auffassung, abgesehen von den von mir vorgebrachten Gründen, gerade auch durch einige Versuche v. Goebels bestätigt. v. Goebel zeigt nämlich an mehreren Beispielen, daß die Wasserleitung ohne Mitwirkung kapillarer Oberflächenkräfte eine außerordentlich langsame ist: Im zentralen Quellhyphenstrang von Usnea nur 2 mm in 2 Tagen (!) (S. 27), in den Lufthyphen von Peltigera weniger als 1,2 mm pro Stunde (S. 47), in Gallertflechten 2—3 mm in 24 Stunden und in Gelatine in derselben Zeit ebenfalls nur 1,5 mm (S. 28). Wenn nun bei meinen Benetzungsversuchen (S. 341) eine 0,5 mm dicke Rindenschicht in weniger als 5 Sekunden (!) vom Wasser durchdrungen wird, so kann das unmöglich nur durch Fortschreiten der Quellung und durch Leitung in den Zellen erfolgen, da dazu unter Zugrundlegung der Verhältnisse bei Peltigera etwa 2 Minuten, beim Usneazentralstrang sogar 1 Stunde (!) erforderlich wäre. Wenn meine Auffassung über die Bedeutung der Lufträume in der Rinde für die Wasserbewegung richtig ist, so wird vielleicht auch die v. Goebel festgestellte auffallende Erscheinung, daß in der Rinde die Ausbreitung des Wassers parallel zur Oberfläche sehr langsam erfolgt, auf einer bestimmten Anordnung der Lufträume, nämlich senkrecht zur Oberfläche, beruhen.

Erwähnte Literatur.

Bachmann, E., Zur Physiologie der Krustenflechten. Zeitschr. f. Bot. 1922, **14**, 193.
—, Untersuchungen über den Wasserhaushalt einiger Felsenflechten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, **62**, 20.
Bennecke-Jost, Pflanzenphysiologie. Jena 1924.
Berninger, E., Extreme Ausbildung einer Nebelvegetation in der nordchilenischen Wüste. Zeitschr. Ges. f. Erdkunde. Berlin 1925, 383.
Bitter, G., Über die Variabilität einiger Laubflechten usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, **36**, 421.
Boysen-Jensen, P., Studies on the production of matter in light-and shadow-plants. Bot. Tidsskr. 1918, **36**, 219.
Dastur, R. H., The relation between water content and photosynthesis. Ann. of Bot. 1925, **39**, 769.
Du Rietz, G. E., Zur Kenntnis der flechtenreichen Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen. Svenska Växtsociol. Sällskapets Handl. IV. 1925.
Fink, B., The rate of growth and ecesis in Lichens. Mycologia 1917, **9**, 138.
Fitting, H., Über die Beziehungen der epiphyllen Flechten und der von ihnen bewohnten Blätter. Ann. d. jard. bot. d. Buitenzorg 1910, **2**, Suppl. III, 505.
—, Die ökologische Morphologie der Pflanzen. Jena 1926.
Frank, A. B., Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohns Beitr. zur Biologie der Pflanzen 1877, **2**, 123.
Giltay, E., Über die vegetative Stoffbildung in den Tropen und Mitteleuropa. Ann. Jardin bot. Buitenzorg 1898, **15**, 43.
v. Goebel, K., Die Wasseraufnahme der Flechten. Ber. Deutsche bot. Ges. 1926, **44**, 158.
Gradmann, H., Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, **62**, 449.
Haberlandt, G., Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1926.
Hann-Süring, Lehrbuch der Meteorologie. Leipzig 1926.
Harder, R., Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **54**, 254.
—, Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes usw. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1923, **41**, 194.
—, Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspezies. Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, **64**, 169.
Henrici, M., Chlorophyllgehalt und Kohlensäureassimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verh. d. Naturf. Ges. Basel 1919, **30**, 43.
—, Zweigipflige Assimilationskurven. Ebenda 1921, **32**, 107.
Hopkins, E. F., Relation of low temperatures to respiration etc. Bot. Gazette 1924, **78**, 311.
Jauerka, O., Die ersten Stadien der CO_2-Ausscheidung bei quellenden Samen Cohns Beitr. zur Biologie der Pflanzen 1912, **11**, 249.
Iljin, W. S., Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen. Flora 1923, **16**, 360.
—, Einfluß des Welkens auf die Atmung der Pflanzen. Ebenda 1923, **16**, 379.
Johansson, N., Zur Kenntnis der Kohlensäureassimilation einiger Farne. Svensk Bot. Tidskrift 1923, **17**, 215.

Johansson, N., Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Ebenda 1926, **20**, 107.

Jumelle, H., Recherches physiologiques sur les lichens. Rev. gén. d. bot. 1892, **4**, 49.

Kniep, H., Über die Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiologie und Hydrographie 1914, 1.

—, Über den Gasaustausch der Wasserpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **56**, 460.

Kolkwitz, R., Über die Atmung ruhender Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges 1901, **19**, 285.

Lundegårdh, H., Ecological studies in the assimilation etc. Svensk. Bot. Tidskrift 1921, **15**, 46.

—, Pflanzenökologische Lichtmessungen. Biol. Zentralbl. 1923, **43**, 404.

—, Der Kreislauf der Kohlensäure. Jena 1924.

—, Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Biochem. Zeitschrift 1924, **154**, 195.

—, Klima und Boden. Jena 1925.

Marloth, R., Das Kapland. Jena 1918.

Maximow, Über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. Zentralbl. f. Bakt. 1912, Abt. II, **9**, 193.

Mayer, A. et Plantefol, L., Équilibre des constituants cellulaires etc. C. R. Acad. Sc. Paris 1925, **181**, 131.

—, Hydratation et respiration chez les mousses. Ann. physiol. et physico-chimie biol. 1925, **1**, 239.

Meyer, J., Über die Geschwindigkeit der Abgabe und der Aufnahme von Kohlendioxyd durch Wasser. Zeitschr. f. Elektrochem. 1909, **15**, 249.

Meyer, A. und Deleano, N. T., Die periodischen Tag- und Nachtschwankungen der Atmungsgröße usw. Zeitschr. f. Bot. 1911, **3**, 657 und 1913, **5**, 225.

Molisch, H., Über Kohlensäureassimilation toter Blätter. Zeitschr. f. Bot. 1925, **17**, 577.

Nienburg, W., Über die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechtenthallus. Zeitschr. f. Bot. 1917, **9**, 529.

—, Studien zur Biologie der Flechten. Ebenda 1919, **11**, 1.

v. Oye, P., Zur Biologie von Trentepohlia auf Java. Hedwigia 1923, **64**, 175.

Plätzer, H., Untersuchungen über die Assimilation und Atmung von Wasserpflanzen. Verh. d. Physik.-Med. Ges. Würzburg 1918, **45**, 31.

Pringsheim, E. G., Über die Transpiration bei Fucus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, **62**, 244.

Pütter, A., Studien zur vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels. Abhandl. Königl. Ges. d. Wiss. Göttingen. Math.-Physik. Kl. 1910, 6.

Rommell, L. G., Die Bodenventilation als ökologischer Faktor. Meddel. fr. Statens Skogsförsöksanstalt 1922, Häfte 19, Nr. 2.

Schade, F. A., Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der sächsischen Schweiz. Dissert. Jena. Leipzig 1912.

Schimper, W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

Schroeder, H., Die Kohlendioxydversorgung der Chloroplasten. Flora 1924, **17**, 270; vgl. auch Referat darüber von Noack in Zeitschr. f. Bot. 1926, **18**, 58.

Schwendener, S., Untersuchungen über den Flechtenthallus. Nägelis Beiträge z. wiss. Bot. 1860, **2**, 109.

Sierp, H., Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe aus keimenden Erbsensamen. Flora 1925, **18/19**, 476.

Sievers, Fr., Über die Wasserversorgung der Flechten. Wiss. Beilage z. 38. Jahresbericht der Landw. Schule Marienberg z. Helmstedt 1908.

Spoehr, H. A. and McGee, J. M., The effect of fluctuations in the CO_2-content of the atmosphere on the rate of respiration of leaves Amer. Journ. of Bot. 1924, **11**, 493.

Stocker, O., Klimamessungen auf kleinstem Raum usw. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1923, **41**, 145.

—, Beiträge zum Halophytenproblem. Zeitschr. f. Bot. 1924, **16**, 289.

Stålfelt, M. G., Zur Kenntnis der Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern. Meddel. fr. Statens Skogsförsöksanstalt 1921, Häfte 18, Nr. 5.

—, Über die Kohlensäureassimilation der Waldbäume usw. Skogsvardsföreningens Tidskrift 1923, Heft 9/10. (Nur schwedisch.)

—, Untersuchungen zur Ökologie der Kohlensäureassimilation der Nadelbäume. Meddel. fr. Statens Skogsförsöksanstalt 1924, Häfte 21, Nr. 5.

Suza, J., A sketch of the distribution of lichens in Moravia etc. Public. d. l. Faculté des Sciences de l'Univ. de Masaryk. Brünn 1925.

Tobler, F., Vorkommen und Abbau von Flechtenstärke. Ber. d. Deutsch. Bot Ges. 1923, **41**, 406.

—, Biologie der Flechten. Berlin 1925.

Vallin, H., Ökologische Studien über Wald- und Strandvegetation. Lunds Univ. Årskrift. N. F. Avd. 2, **21**, Nr. 7, 1925.

Walter, H., Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. Naturw. und Landwirtsch., Heft 6. München 1925.

Warburg, O., Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung usw. Biochem. Zeitschr. 1919, **100**, 230 und 1920, **103**, 188.

Warburg u. Nägelein, Über den Energieumsatz bei der Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. physik. Chemie 1922, **102**, 235.

Warming, E. u. Graebner, P., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1918.

Wehmer, C., Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. Bot. Zeitung 1891, **49**, 611 und Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1906, **24**, 381.

Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

Wiesner, J. u. Molisch, H., Untersuchungen über die Gasbewegungen in der Pflanze. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien. Mathem.-Naturw. Kl. 1889, **98**, I, 670.

Zukal, H., Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. Ebenda 1895, **104**, 529 und 1896. **105**, 197.

Eine pflanzenökologische Vergleichung

zwischen dem Erlenwald auf Hallands Väderö in Südwest-Schweden und dem Erlenwald bei den Kleinen Karpathen in der Tschechoslowakei.

[Aus der Ökologischen Station der Hallands Väderö in Schweden.]

Vorläufige Mitteilung.

Von **Hervid Vallin**
(Hälsingborg, Schweden.)

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Inhaltsübersicht.

Seite
1. Einleitung 416
2. Geologie, Topographie und Vegetationsverhältnisse im allgemeinen 417
3. Methodik 419
4. Physiognomie und Floristik 419
5. Ökologische Faktoren 427

1. Einleitung.

Während der Jahre 1919—1925 habe ich pflanzenökologische Studien von den Erlensümpfen auf Hallands Väderö betrieben und z. B. mit Hilfe von permanenten Quadraten, Fixpunkten für Photographieren, Kartierung, Differenzen für die Ausbreitung gewisser Arten während verschiedener Jahre festgestellt und dank der gemessenen Milieufaktoren die Ursachen, wenigstens teilweise, zu diesen Pflanzenverschiebungen und phänologischen Verschiedenheiten usw. gezeigt [1]).

Dank einem Stipendium aus der Universität zu Lund konnte ich während der Sommermonate 1926 ein Erlenwaldgebiet nahe den Kleinen Karpathen ökologisch untersuchen.

Besonders den Professoren H. Lundegårdh, Stockholm, J. Podpěra und V. Úlehla an der Masarykuniversität in Brünn bin ich

1) H. Vallin, Ökologische Studien über Wald- und Strandvegetation, mit besonderer Berücksichtigung der Erlensümpfe auf Hallands Väderö in SW-Schweden. Dissertation, Lund 1925. Auch in Lunds Universitäts Arskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 21, Nr. 7.

herzlichen Dank schuldig für die Hilfe, die sie mir geleistet und für das Interesse, das sie meiner Arbeit gezeigt haben.

2. Geologie, Topographie und Vegetationsverhältnisse im allgemeinen.

Hallands Väderö, die 310 ha groß ist, liegt im Kattegat einige Kilometer von der Nordwestküste Schonens (s. vorstehenden Aufsatz von Lundegårdh, S. 189). Das Urgebirge, zum größten Teil aus Eisengneis, ist in ziemlich großen Flächen entblößt, besonders an dem Strand. Im übrigen ist die Insel von einem Gürtel von Schären umgeben, wo es auch eine interessante und reiche Vogelfauna gibt. Außer Lehm, Kies und Sand, die entweder oberflächlich liegen, oder von Mull-, Dy- und Torfboden überlagert sind, gibt es auch alluviale Bildungen. Die topographischen Verhältnisse der Insel wechseln stark und in Übereinstimmung hiermit zeigt die Vegetation große Unterschiede.

Im südlichen und östlichen Teil kommen Sandfelder und Sandufer vor mit solchen Arten wie Weingaertneria canescens, Carex arenaria, Elymus arenarius, Honkenya peploides u. a. An der vom Wasser und Wetter zersplitterten Westküste, wo die Westwinde vorherrschen und die Vegetation beeinflussen, ist Juniperus communis in verschiedenen Formen gewöhnlich, und auch fast undurchdringliche Dickichte von Prunus spinosa, Rubus-Arten und Lonicera periclymenum sind typisch. In den Niederungen zwischen den Felsen gibt es auch hier viele kleine Moore.

Die Strandwälle, z. B. die von der Litorinazeit, die in einer Höhe von 12 m über dem Meere liegen, sind gut ausgebildet und oft mit Grasassoziationen bewachsen.

Der Wald bildet in der Mitte der Insel eine zusammenhängende Fläche: Uralte Eichen und Linden, eingesprengt hier und da, reine Bestände von Buchen mit z. B. Deschampsia flexuosa als Untervegetation, Birken, Ebereschen, Wildapfelbäume, Espen, Ulmen und Erlen, Alnus glutinosa, die relativ große, sehr interessante und für Hallands Väderö charakteristische Sümpfe bilden (Photographien, Karten, Tabellen usw. s. H. Vallin, a. a. O. 1925).

Längs der Westseite der Kleinen Karpathen dehnen sich meilenweise auf der Sandebene Kieferwälder aus. Pinus silvestris ist vorherrschend, aber auch Laubbäume, besonders Quercus robur, können hier reine Bestände bilden, so auch die Roterle, Alnus glutinosa, die in den Niederungen längs den Flüssen und Bächen, die zum Flußsystem der Marsch gehören, vorkommt.

Im Kiefernwald bei dem Bach Rudava gibt es einen Erlenbestand mit einer Größe von ca. 25 ha, in welchem Gebiet ich vorigen Sommer arbeitete. Der Wald gehört zum Revier Sokold, das ca. 2000 ha Kiefer, ca. 250 ha Eiche und Mischwald umfaßt.

Sand und wieder Sand in dieser diluvialen Landschaft mit sanft geneigten Flächen und steilen Abhängen, alten mit Kiefer bewachsenen 20 m hohen Dünen. In den niedrigeren Teilen bei den Wasserläufen gibt es Eichen, Linden, Erlen usw. auf alluvialem Boden. Ganz wie in den Erlensümpfen auf Hallands Väderö ist auch hier im Erlenwald

Fig. 1. Ulagapssumpf. Beginn des Erlenwaldes Caltha palustris dominiert vollständig. Die niedrigen, früh verzweigten und krummen Bäume zeigen reichlich Adventivsproßbildung. — 27. 5. 1923. (Nach H. Vallin 1925.)

bei Sokold eine dünne Humusdecke — Mull, Dy, Torf, mehr oder weniger mit Sand und Lehm gemischt — von ca. 0,5 m Mächtigkeit auf dem wasserreichen Sand, in welchem die Erlen wurzeln.

Die Oberfläche des Bodens im Erlenwald hat gegen den Bach Rudava eine sehr schwache Neigung — weniger als z. B. in dem Ulagapssumpf auf Hallands Väderö, wo die Höhendifferenz auf 100 m Länge ca. 1,5 m ist — und wie zu erwarten, zeigt auch der Grundwasserstand kleine Differenzen, was wieder auf die zonale Verteilung der Pflanzengesellschaften einwirkt. Die Grenzen zwischen den Assoziationen sind im allgemeinen verwischt, eine Menge von Arten sind miteinander

zusammengeflochten. Auf Hallands Väderö dagegen bilden oft eine Art oder einige Arten reine Assoziationen (Fig. 1).

3. Methodik.

Im Ulagapssumpf auf Hallands Väderö und im Erlenwald bei Sokold habe ich einen 1 m breiten Streifen durch den Wald analysiert und in beiden Fällen vom Außenrand des Waldes bis über 200 m in den Wald hinein den Deckungsgrad der verschiedenen Arten in jedem Quadratmeter geschätzt. Die geraden Linien gehen im allgemeinen quer über die scharfe oder diffuse Zonierung und fixe Punkte werden durch Pfähle erhalten, die auf jeden 20. Meter in den Boden eingetrieben sind. In dieser Weise erhält man permanente Flächen und kann also in verschiedenen Jahreszeiten und Jahren auf demselben Ort mit Hilfe von Meßband Pflanzenanalysen ausführen und dann eventuelle Verschiedenheiten in Zusammenhang mit gleichzeitig gemessenen Milieufaktoren stellen. Durch Bindfaden ist es ja leicht, das Quadratmeter in Quadratdezimeter einzuteilen und dadurch den Deckungsgrad genauer festzustellen (vgl. Lundegårdh, diese Zeitschr., S. 202), aber oft ist es schwierig und sogar fast unmöglich, z. B. wenn man mit Gramina arbeitet, die auf den Boden projizierten Flächen zu beurteilen. Das Vertikalphotographieren auch seine Einschränkung durch die hohen Unkosten und dadurch, daß man mit den verschiedenen Schichten rechnen muß.

4. Physiognomie und Floristik.

Die Erlen. Die Erlen auf Hallands Väderö sind auf der Westseite am Außenrande des Waldes von dem Wind „gepeitscht". Die Bäume sind niedrig, stark gebogen, mit einer unendlichen Menge von kleinen, oft dürren Zweigen versehen, haben relativ kleine, dicke Blätter und viele Adventivsprosse, also das typische Aussehen der windgepeitschten Bäume im allgemeinen, welches z. B. E. Warming in „Dansk Plantevaekst" geschildert hat (Fig. 2)[1]). In einer Entfernung von ca. 20 m vom Rande des Waldes sind die Erlen nicht mehr so krumm, die Adventivsprosse verschwinden allmählich und wenn man noch weiter in den Wald geht, werden die Stämme gerade und verzweigen sich erst in der Krone. Die Bäume erreichen eine Höhe von ca. 10—12 m. Der sogenannte „Innere Sumpf" im „Ulagapet" ist im Frühling überschwemmt, während des Sommers und Herbstes aber ist das Grundwasser im allgemeinen unter die Bodenoberfläche gesunken. Typisch für die Erlen in diesem

1) Siehe auch H. Lundegårdh, Physiologische Studien über die Baumarchitektonik. Kungl. Svenska Vetenskaps akademiens Handl., 1916, Bd. 56, Nr. 3.

Gebiet sind die eigentümlichen, angeschwollenen Basalteile, „Erlensockeln", deren Entstehung deutlich im Zusammenhang mit der Überschwemmung steht. Sie erheben sich ca. 1 m über den Boden, erreichen einige Meter in Diameter. Der ursprüngliche Stamm ist schon längst verschwunden, statt dessen gehen viele Stämme von den Basalteilen aus (H. Vallin 1925, S. 41 und Tafel 16; Fig. 4, S. 193, diese Zeitschrift).

Der Erlenbestand bei Sokold ist von dem Kiefernwald umgeben und entbehrt natürlich daher das oben geschilderte windgepeitschte Aussehen. Oft haben die Bäume ein Alter von 80—100 Jahren,

Fig. 2. Beginn des Erlenwaldes, westlicher Teil. Mehrere Gipfelsprosse und Zweige sind abgestorben. — 16. 7. 1924. (Nach H. Vallin 1925.)

werden bis 20 m hoch und haben wie die Erlen mitten im Walde auf Hallands Väderö gerade Stämme und keine Adventivsprosse (Fig. 3). Ein Teil des Waldes bei dem Bach Rudava ist seit ca. 25 Jahren abgeholzt. Das Grundwasser steht hoch, so daß es hie und da kleine Tümpel gibt (Fig. 4). Die große Übereinstimmung zwischen der Untervegetation hier und in den Erlensümpfen auf Hallands Väderö ist bemerkenswert.

Andere Bäume. In den Erlenwäldern kann es natürlich vorkommen, daß der Boden nicht völlig eben ist, sondern ein wenig neigt. Die Erlen gedeihen nicht, das Grundwasser liegt zu tief und andere

Bäume bilden kleine Inseln im Sumpfwald. Auf Hallands Väderö findet man oft in solchen kleinen Gebieten alte, große Eichen und Buchen. Ebereschen sind häufig, besonders auf den „Erlensockeln" trifft man diese Bäume nebst Rhamnus frangula an, auf dem sumpfigen Boden neben den Sockeln nur junge 5—10 cm hohe Pflanzen besonders von Rhamnus frangula. Sie entwickeln sich indessen nicht weiter, sondern gehen bald ihrem Untergange entgegen, denn wie ich früher erwähnt habe, ist im Frühling das Gebiet überschwemmt, das Wasser reicht an den Erlensockeln bis $^1/_2$ m hinauf. Birken und Wildapfelbäume sind hie und da eingesprengt, wie im Walde bei Sokold.

Fig. 3. Erlenwald, Revier Sokold, westlich der Kleinen Karpathen. — Im Juli 1926. (Verf. phot.).

Im Erlenwald bei Sokold gibt es gar keine Buchen, sie wachsen ja hier in den Bergen, aber Pinus silvestris, Quercus robur, Corylus avellana kommen in einem kleinen sandigen Gebiet mitten im Walde reichlich vor. Auch Sorbus Aucuparia, Rhamnus frangula, Prunus padus sind nicht ungewöhnlich.

Sträucher. Lonicera periclymenum, der so gewöhnlich im Walde und bei den Felsen auf Hallands Väderö ist, fehlt im Erlenwald bei Sokold, dagegen zeigt die Rubus-Vegetation auf den beiden Lokalen gewisse Ähnlichkeiten. So bildet am Saum des Waldes an solchen Stellen, wo der Boden nicht sumpfig ist und es gute Lichtverhältnisse gibt, verschiedene Rubus-Arten fast undurchdringliche

Dickichte, z. B. auf Hallands Väderö R. Lindebergii, R. plicatus, R. villicaulis, in Sokold R. villicaulis und andere Arten, die noch nicht sicher bestimmt sind. Der zierliche kriechende R. scanicus hat sein Gegenstück bei Sokold in R. serpens? Der über 2 m hohe R. suberectus trifft man auf den beiden Orten an, und in Sokold Viburnum opulus und Daphne mezereum.

Kräuter. Es ist nicht meine Absicht, hier alle Verschiedenheiten und Ähnlichkeiten aufzuzählen (ich gebe unten ein Artenverzeich-

Fig. 4. Erlensumpf, Revier Sokold. Deschampsia caespitosa, Athyrium Filix femina, Filipendula Ulmaria und andere Pflanzen, die auch auf Hallands Väderö allgemein sind. — 17. 8. 1926. (Verf. phot.)

nis von den beiden Orten), sondern nur einige typische Sachverhältnisse festzustellen.

Man stellt bald fest, daß:

1. eine große Anzahl Arten gemeinsam sind,
2. die Assoziationen im Erlenwald bei Sokold in der Regel undeutliche Grenzen haben, und daß die verschiedenen Arten gleichmäßiger im ganzen Wald verteilt sind als auf Hallands Väderö.

Eine Melandrium dioicum-Stellaria Holostea-Assoziation und Stellaria nemorum-Assoziation, welche beide auf Hallands Väderö auf den trockeneren Gebieten im Erlenwald typisch sind, fehlen bei

Sokold; so auch die für den inneren Sumpf im „Ulagapet“ charakteristischen Arten Hottonia palustris und Oenanthe aquatica (Fig. 5, 6), für welche geeignete Lokale im Erlenwald bei Sokold nicht vorhanden sind. Bei Sokold findet man Cardamine amara reichlich, auf Hallands Väderö ist Cardamine flexuosa allgemein. Die Blattrosetten von Ajuga reptans sieht man im Juli massenhaft im Walde bei Rudava, auch Crepis paludosa und Asarum europaeum sind hier gewöhnlich. Auf Hallands Väderö fehlen diese drei Arten. Athyrium Filix femina, Dryopteris Thelypteris,

Fig 5. Hallands Väderö, Ulagapssumpf. „Erlensockel“ mit Sorbus Aucuparia, Rhamnus Frangula, Dryopteris austriaca, Leucobryum glaucum (die weißen Polster), Deschampsia flexuosa etc. Im Vordergrund eine Menge junge Exemplare von Oenanthe aquatica. 1921 hatte einen trockenen Sommer. — 20 9. 1921. (Nach H. Vallin 1925).

Deschampsia caespitosa sind auf den beiden Orten allgemein vorkommend.

Da ich voriges Jahr erst im Sommer nach Sokold kam, ist es wahrscheinlich, daß es dort Pflanzen gibt, welche im Verzeichnis nicht mit aufgenommen sind. Ich habe indessen die Absicht, dieses Jahr denselben Ort zu besuchen, um die Frühlingsflora usw. zu studieren. Die Moose sind von Lektor Hj. Möller, Stockholm, bestimmt, aber noch nicht vollständig bearbeitet. Die Flechten aus Sokold hat Mag. Phil. H. Magnusson, Göteborg untersucht. Ein Teil von den Exem-

plaren war doch so wenig entwickelt, daß es unmöglich war, dieselben zu bestimmen.

Auf den beiden Orten (Hallands Väderö und Sokold) gehen sandige, ziemlich trockene Streifen durch den Erlenwald, und solche Arten, die hier gedeihen, wie Veronica officinalis, Fragaria vesca usw., sind im Verzeichnis mitgenommen, trotzdem daß auf solchen Lokalitäten die Erlen natürlich nicht wachsen.

Fig. 6. Derselbe Sockel als in Fig. 5. Hottonia palustris dominiert vollständig, Oenanthe-Pflanzen spärlich, durch die starke Konkurrenz mit Hottonia zurückgedrängt. 1922 hatte einen nassen Sommer. — 16. 9. 1623. (Nach H. Vallin 1925.)

Verzeichnis der Pflanzen im Erlenwald auf Hallands Väderö (H) und im Erlenwald bei Sokold (S).

Acer campestre (S).
Alnus glutinosa (H, S).
Betula alba (H, S).
Corylus avellana (H, S).
Evonymus europaea (H, S).
Fagus silvatica (H).
Fraxinus excelsior (H, S).
Pinus silvestris (S).
Prunus padus (S.)
Pyrus Malus (H, S).
Quercus robur (H, S).
Rhamnus cathartica (H, S).
— frangula (H, S).
Salix cinerea (H).
Sorbus Aucuparia (H, S).
Clematis vitalba (S).
Crataegus oxyacantha (H, S).
— monogyna (H).
Daphne mezereum (S).
Lonicera Periclymenum (H).
Prunus spinosa (H, S).
Rosa sp. (H, S).
Rubus altissimus? (S).
— idaeus (H, S).
— Lindebergii (H).
— plicatus (H).
— radula (H).
— scanicus (H).
— serpens? (S).
— suberectus (H, S).
— Wahlbergii (H).

Rubus villicaulis (H, S).
Sambucus nigra (H, S).
Spiraea salicifolia (S).
Viburnum opulus (S).

Adoxa Moschatellina (H).
Aegopodium podagraria (S).
Agrostis canina (H).
– tenuis (H, S).
Ajuga reptans (S).
Alisma Plantago (H, S).
Anemone nemorosa (H).
Angelica silvestris (S).
Arrenatherum elatius (H).
Asarum europaeum (S).
Athyrium Filix femina (H, S).
Brachypodium silvaticum (S.)
Calamagrostis lanceolata (H).
Caltha palustris (H, S).
Cardamine amara (S).
– flexuosa (H).
– pratensis (H).
Carex canescens (H).
– elongata (H).
– gracilis (S).
– Leersii (H).
– remota (H, S).
– vesicaria (H).
Cerastium caespitosum (S).
Chamaenerion angustifolium (H).
Chrysosplenium alternifolium (S).
Circaea alpina (H).
– lutetiana (S).
Cirsium oleraceum (S).
– palustre (H, S).
Convallaria multiflora (H, S).
Crepis paludosa (S).
Cystopteris fragilis (S).
Deschampsia caespitosa (H, S).
– flexuosa (H, S).
Dryopteris austriaca (H).
– Filix mas (H).
– spinulosa (H, S).
– Thelypteris (H, S).
Equisetum arvense (S).
Epilobium palustre (H).
Eupatorium cannabinum (H, S).
Festuca gigantea (S).
Filipendula Ulmaria (H, S).
Fragaria vesca (H, S).
Gagea lutea (H).
– spathacea (H).
Galeopsis bifida (H).
– pubescens (S).
– speciosa (S).
– Tetrahit (H).
Galuim Aparine (H, S).
– palustre (H, S).
Geranium palustre (S).
– Robertianum (H, S).
Geum urbanum (H, S).
Glechoma hederacea (H, S).
Glyceria fluitans (H).
Holcus lanatus (H).
Hottonia palustris (H).
Humulus Lupulus (H, S).
Impatiens nolitangere (S).
Iris pseudacorus (H, S).
Juncus effusus (H, S).
Lactuca muralis (H, S).
Lamium Galeobdolon (S).
Lampsana communis (S).
Lemna minor (H, S).
Listera ovata (S).
Lycopus europaeus (H, S).
Lysimachia nummularia (S).
– thyrsiflora (H).
– vulgaris (H, S).
Lythrum salicaria (H, S).
Majanthemum bifolium (H, S).
Melandrium dioicum (H).
Melampyrum pratense (H).
Melica nutans (S).
Mentha aquatica (H, S).
Menyanthes trifoliata (H).
Mercurialis perennis (H).
Milium effusum (S).
Moehringia trinervia (H, S).
Molinia coerulea (H).
Myosotis palustris (H).
Oenanthe aquatica (H).
Omphalodes?, Blattrosetten (S).
Oxalis acetosella (H, S).
Paris quadrifolia (S).
Peucedanum palustre (H, S).
Pimpinella saxifraga (H).
Poa nemoralis (S).
– pratensis (H).
– trivialis (H, S).
Polygonum convolvolus (H, S).
– dumetroum (H).
– Hydropiper (H, S).
Polygonum minus (H).
Potentilla erecta (H).
Prunella vulgaris (H, S).
Pulmonaria officinalis (S).
Ranunculus Ficaria (H).
– Flammula (H).
– repens (H, S).
Rumex acetosa (H).
– Sanguineus (H, S).
Sanguisorba officinalis (S).
Scirpus silvaticus (S).
Scrophularia alata (S).
– nodosa (H, S).
Scutellaria galericulata (H, S).
Senecio silvaticus (H).
Solanum dulcamara (H, S).
Stachys silvatica (H, S).
Stellaria aquatica (S).

Stellaria Holostea (H).
— medium (H).
— nemorum (H).
— uliginosa (H).
Trientalis europaea (H).
Urtica dioica (H, S).
Veronica Chamaedrys (H).
— officinalis (H, S).
— scutellata (H).
Viola palustris (H).
— Riviniana (H, S?).

Moose, Flechten und einige höhere Pilze im „Ulagapet" auf Hallands Väderö.

Moose:

Amblystegium cordifolium.
Astrophyllum cuspidatum
— hornum.
— undulatum.
Chiloscyphus polyanthus.
Dicranoweissia crispula.
Dicranum scoparium.
Hedwigia albicans v. incana.
Hylocomium proliferum.
— squarrosum.
Hypnum piliferum.
— purum.
— rutabulum.
— sericeum.
— Stokesii.
Isothecium viviparum.
Leucobryum glaucum.
Lophocolea cuspidata.
Metzgeria furcata.
Plagiothecium silvaticum.
Sphagnum sp.
Stereodon cupressiformis.
— polyanthus.
Thuidium tamariscifolium.

Flechten. Auf Erle:

Cladonia digitata (L.) Schaer.
Evernia prunastri (L.) Asch.
Parmelia saxatilis (L.) Asch.
— subaurifera Nyl.
— exasperatula Nyl.
Pertusaria communis Dc.
Lecidea elaeochroma (Asch.) Tayl.
Lecanora varia (L).
Lepra sp.

Auf Buche:

Sticta scrobiculata (L.).
Pyrenula nitida (Schrad.) Asch.
Pertusaria communis Dc.
Lecanora subfusca (L.) Asch.
Haematomma coccineum (Dicks) Krbr.
Evernia prunastri (L.) Asch.
Parmelia saxatilis (L.) Asch.
Ramalina farinacea (L.) Asch.

Pilze:

Amanita vaginata Bull.
— virosa Fr.
Psalliota silvatica Schff.
Lepiota procera Scop.
Clitocybe laccata Scop.
— nebularis Batsch.
Polyporus frondosus Fr.
Scleroderma vulgare (Fl. D.).
Phallus impudicus L.

Einige Moose und Flechten im Erlenwald von Sokold.

Moose:

Catharinea undulata.
Climacium dendroides.
Dicranum montanum.
— undulatum.
Eurhynchium striatum.
Hylocomium proliferum.
Hypnum purum.
— rutabulum.
— sericeum.
— striatum.
Mnium affine.
— cuspidatum.
— silvaticum.
— undulatum.
Plagiothecium silvaticum.
Polytrichum commune.
Radula complanata.
Stereodon cupressiforme.
Thuidium tamariscifolium.

Flechten:

Candelariella sp.
Cladonia sp.
— squamosa.
Graphis scripta.
Lecidea elaeochroma.
Parmelia caperata.
— physodes.

Von dem von mir analysierten Streifen durch den Erlenwald bei Sokold — 250 m lang und 1 m breit — gebe ich hier nur einen Ausschnitt, nämlich zwischen 61—80 m (Tab. 1, S. 428).

Der Deckungsgrad von den verschiedenen Schichten, auf die Bodenoberfläche projiziert, ist in Quadratdezimetern angegeben. Bezüglich Tabellen von Pflanzenanalysen auf Hallands Väderö verweise ich auf meine früher erwähnte Arbeit. Die Tabelle 1 zeigt ganz deutlich, daß zwei- bis vieljährige Kräuter im Walde allgemein sind; sie decken oft verhältnismäßig große Areale, z. B. Athyrium Filix femina, Ajuga reptans, Brachypodium silvaticum, Lysimachia vulgaris usw. Athyrium, Dryopteris, Thelypteris, Deschampsia caespitosa, Lysimachia vulgaris u. a. sind in Sokold gewöhnlich und auch Charakterpflanzen für die Erlensümpfe auf Hallands Väderö.

5. Ökologische Faktoren.

Diese Abteilung wird jetzt sehr kurz behandelt, da das Material aus Sokold nicht vollständig bearbeitet ist und da ich diesen Frühling und Sommer die Absicht habe, wieder nach der Tschechoslovakei und auch nach Ungarn zu fahren, um meine Studien über die Milieufaktoren usw. fortzusetzen.

Licht. „Imperial Exposure Meter“ und „Graphoskop Langer“ sind die Lichtmeßapparate, die ich auf Hallands Väderö und im Erlenwald bei Sokold verwendet habe.

Die Untervegetation im Ulagapsumpf bekommt im Sommer um Mittag bei klarem Himmel zirka 10—15% von der Maximalbelichtung, inmitten des Erlenwaldes bei Sokold unter den gleichen Verhältnissen nur 4—7%. Hier sind auch die Bäume doppelt so hoch — sie erreichen 20 m — als auf Hallands Väderö, sie stehen auch dichter. Die Werte beziehen sich auf der Lichtmenge, die der höchsten Feldschicht, d. h. vor allem der dominierenden Farnkrautvegetation, zugute kommt.

Es ist interessant zu konstatieren, daß die Farnkrautvegetation, z. B. die Exemplare von Athyrium Filix femina — und übrigens die Untervegetation im allgemeinen — im Erlenwalde auf Hallands Väderö größer und kräftiger als im Walde bei Sokold sind. Die große Verschiedenheit in Fertilität von bestimmten Arten am Waldrande und von anderen Individuen von derselben Art im Walde bei Sokold, wo die Lichtintensität bedeutend niedriger ist, fällt auf. Die Ursache des genannten Verhältnisses kann man sicher — wenigstens zum größten Teil — in der verschiedenen Lichtintensität suchen.

Tabelle 1.

Erlenwald bei Sokold ca. 5 km westlich der kleinen Karpathen.

Bestimmung des Deckungsgrades in Prozent (qdm), von 61 m bis einschließlich 80 m im Juli 1927.

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Alnus glutinosa	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	80	100	100	100	100	75	100
Prunus padus	–	–	–	–	–	–	–	–	15	30	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Daphne mezereum	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–
Rubus serpens	–	–	–	3	2	10	20	–	–	5	4	3	–	–	–	5	–	5	–	–
Ajuga reptans	15	5	1	4	10	3	25	2	10	10	4	15	10	20	–	–	7	4	7	10
Athyrium Filix femina	25	90	60	80	85	30	–	2	30	20	75	15	50	60	40	50	60	80	30	–
Brachypodium silvaticum	10	10	10	2	3	15	25	60	30	20	5	4	30	25	2	5	25	10	10	5
Carex remota	5	–	–	–	–	–	1	–	2	½	–	–	3	1	–	–	–	–	½	1
Cerastium caespitosum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	½
Chrysosplenium alternifolium	½	–	–	–	¼	½	½	1	–	–	–	–	½	–	–	–	–	–	–	1
Circaea lutetiana	–	–	2	–	–	3	1	–	–	–	–	2	–	2	–	–	5	–	–	–
Crepis paludosa	–	–	–	–	–	–	2	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Deschampsia caespitosa	–	–	–	–	5	–	3	3	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Dryopteris Thelypteris	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8	7
Festuca gigantea	–	–	–	–	–	3	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Galium palustre	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	½	–
Geranium Robertianum	–	½	1	4	–	1	–	3	–	–	3	2	3	3	3	1	2	–	–	½
Geum urbanum	–	–	–	–	–	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Glechoma hederacea	–	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	½	–
Humulus Lupulus	5	8	–	5	2	–	5	–	3	3	3	–	–	–	–	–	3	–	–	2
Impatiens nolitangere	10	10	10	5	–	5	3	–	–	3	3	3	–	–	15	5	3	1	3	2
Lysimachia nummularia	½	1	½	–	½	3	3	4	3	2	1	2	3	2	2	–	3	2	4	6
– vulgaris	3	3	8	5	–	–	–	–	–	–	–	15	10	10	10	10	5	15	15	10
Majanthemum bifolium	5	2	12	3	3	–	3	4	2	5	10	3	10	10	–	6	1	1	–	–
Milium effusum	–	–	–	3	3	–	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Moehringia trinervia	–	½	½	–	–	–	–	–	½	½	10	5	2	1	1	–	–	–	–	–
Oxalis Acetosella	5	8	2	8	4	4	–	1	–	–	5	2	3	3	3	3	5	7	5	3
Paris quadrifolia	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ranunculus repens	3	–	–	–	–	1	½	1	1	1	1	1	1	2	2	2	3	2	2	1
Scirpus silvaticus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	15	5	5	3	15	5
Scutellaria galericulata	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	½	–	–
Stachys silvatica	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5	6
Viola sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–

Temperatur. Auf Hallands Väderö habe ich im Erlenwald und beim Leuchtturm während einiger Jahre die Lufttemperatur mit Richard-Termographen registriert. Diese Messungen und die Bodentemperaturen wurden auch auf gewöhnliche Weise mittels Thermometer festgestellt. Unter Zuhilfenahme eines aus Silber und Konstantan verfertigten Thermoelements in Nadelform und eines Spiegelgalvanometers habe ich auch einige Messungen von Blattemperaturen ausgeführt.

Besonders bei der „Station" (120 m vom Waldrande) im Erlenwald bei Sokold habe ich Temperaturmessungen mit Thermograph und Thermometern ausgeführt. In der letzten Hälfte im Juli 1926 war hier Maximum der Lufttemperatur 1 m über dem Boden 27° C und Minimum 6,5° C, ein für diese Jahreszeit bemerkenswert niedriger Wert. Im äußeren Ulagapssumpf auf Hallands Väderö ca. $^1/_2$ m über dem Boden hatte die Lufttemperatur während der 2 letzten Wochen im Juli folgende Werte:

1922	Max.	18,4° C	Min.	10,4° C
1923	„	19,2° C	„	11,8° C
1924	„	18,2° C	„	9,4° C

Unten folgt eine Temperaturserie von der „Station" im Erlenwald bei Sokold. Die Temperaturmessungen sind synchron — nur eine Differenz von einigen Minuten — und um Mittagszeit ausgeführt (s. auch Fig. 7).

	1 dm unter der Erdoberfläche	Erdoberfläche	1 m über der Erdoberfläche
12. VII.	13,2° C	16,8° C	20,2° C
16. VII.	14,8° C	18,0° C	20,2° C
17. VII.	14,0° C	17,5° C	21,0° C
18. VII.	14,0° C	16,0° C	20,8° C
19. VII.	14,5° C	17,0° C	22,5° C
20. VII.	14,8° C	18,0° C	23,0° C
22. VII.	13,8° C	14,5° C	14,5° C
23. VII.	13,0° C	14,0° C	16,4° C
24. VII.	14,0° C	16,0° C	21,8° C
26. VII.	14.8° C	16,6° C	19,4° C
28. VII.	12,9° C	13,1° C	13,2° C
29. VII.	12,0° C	12,2° C	12,8° C
31. VII.	12,0° C	12,8° C	13,8° C

Grundwasser. Wie ich in meiner früheren Arbeit (1925, s. auch die Karte) erwähnt habe, spielt der Grundwasserstand im Erlenwalde eine hervorragende Rolle für die Verteilung der Pflanzengesell-

schaften. Ich will jetzt nur einige extreme Werte vom Ulagapssumpf im Sommer 1923 (28. Mai bis 1. Oktober) mitteilen. In der Regel tägliche Beobachtungen. Grundwasserniveau in Zentimeter angegeben.

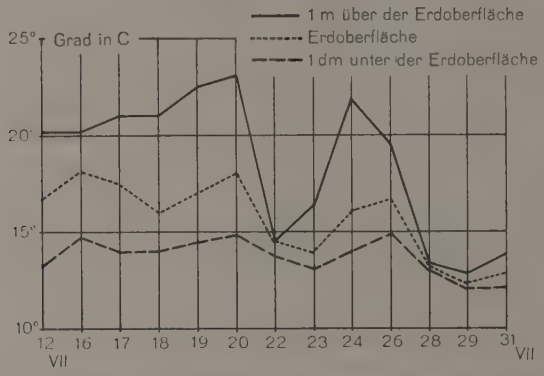


Fig. 7. Erlenwald; Revier Sokold. Temperaturkurven im Juli 1926.

Grundwassergrabestellen im Ulagapssumpf	Max. Mitte Juni	Min. Mitte August
Nr. 4	11 cm	65
„ 5	6 „	53
„ 6	11 „	48
„ 7	28 „	86
„ 8	13 „	67
„ 9	5 „	69
„ 10	44 „	120
„ 11	— 48 „	35

Bei Grundwassergrabstelle Nr. 4 dominiert Caltha palustris.
„ „ „ 5 „ Deschampsia caespitosa.
„ „ „ 6 „ — und Athyrium Filix femina.
„ „ „ 7 „ Melandrium dioicum, Dryopteris austr.
„ „ „ 8 „ Gagea spathacea, Anemone nemorosa, Ranunculus repens.
„ „ „ 9 „ Glyceria fluitans, Deschampsia caesp.
„ „ „ 10 „ Melandrium dioicum, Oxalis, Quercus robur.
„ „ „ 11 „ Hottonia palustris, Oenanthe aquatica, Carex vesicaria.

Die Grundwassergrabstellen im Erlenwald bei Sokold sind 7 in Anzahl und zwischen 1 m und 260 m verteilt. Während der zwei letzten Wochen im Juli machte ich tägliche Beobachtungen und von

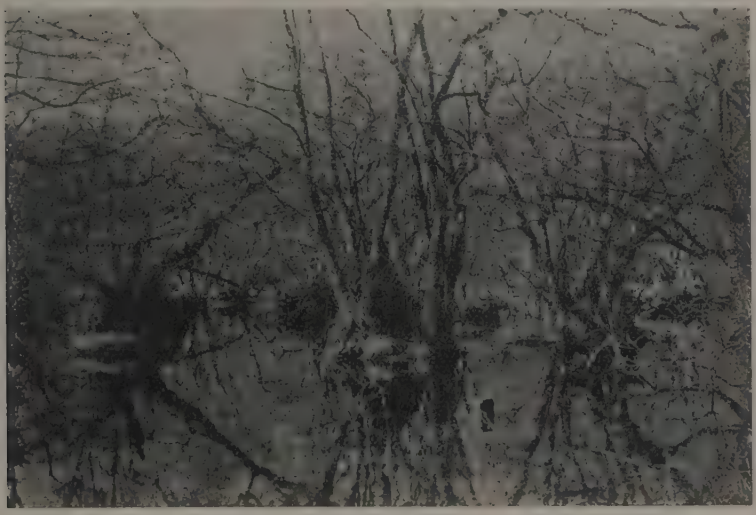


Fig. 8. Hallands Väderö, Erlenbruch im Vorfrühling. Das Wasser ist bei Grundwasserröhre Nr. 11 ½ m tief. — 2. 4. 1923. (Nach H. Vallin 1925.)

Fig. 9. Hottonia palustris in voller Blüte bei Grundwasserröhre 11. Links davon einige große Blätter von Oenanthe aquatica, im Hintergrund rechts Salix cinerea, im Vordergrund Carex vesicaria. — 18. 6. 1923. (Nach H. Vallin 1925.)

Fig. 10. Hottonia palustris im Herbst bei Grundwasserröhre 11. Die zierlichen Luftblätter bilden einen samtgrünen Teppich auf dem nun entblößten Boden. Die zwei Tonkinstöcke links geben die Ausbreitung Hottonias 1921 und 1922 an. Rechts Lythrum Salicaria. — 16. 9. 1923. (Nach H. Vallin 1925.)

der Serie habe ich Maxima und Minima herausgegriffen. Es war eine sehr regnerische Zeit mit sicher ungewöhnlich hohem Grundwasserstande.

	Max.		Min.
Nr. 1 (nahe dem Waldrande)	10,0	cm	32,0
„ 2	3,5	„	18,3
„ 3	2,0	„	13,5
„ 4	5,5	„	23,5
„ 5	32,0	„	66,0
„ 6	25,0	„	43,7
„ 7	0,0	„	10,0

Bei Nr. 1 dominiert Rubus villicaulis.
„ „ 2 „ Athyrium Filix femina.
„ „ 3 „ Lysimachia vulgaris, Ajuga reptans, Dryopteris Thelypteris.
„ „ 4 „ Athyrium Filix femina, Asarum europaeum.
„ „ 5 „ Pinus silvestris, Quercus robur, Oxalis acetosella.
„ „ 6 „ Oxalis acetosella, Athyrium
„ „ 7 „ Deschampsia caespitosa.

Eine Vergleichung zwischen die Bodenbeschaffenheit auf den beiden Lokalen kann ich nicht machen, da die Erdproben aus Sokold noch nicht analysiert sind.

Über Halobiose und ihre Abstufung.

Versuch einer synthetischen Verknüpfung isolierter analytischer Probleme.

[Aus der ökologischen Station der Hallands Väderö in Schweden.]

Von **Camill Montfort**

(Halle a. S.).

(Mit 21 Abbildungen im Text.)

Inhalt.

Seite

A. Einleitung 434
B. Vergleichende Untersuchung der ökologischen Seesalzwirkungen 435
I. Landhalophyten und Wasserhalophyten 436
1. Der angebliche Gegensatz 436
2. Der physiologische Unterschied in der Seesalzwirkung zwischen Halo- und Nichthalophyten bei Landpflanzen 437
a) Seesalzwirkungen an Blättern 437
b) Seesalzwirkungen an Samen 442
c) Seesalzwirkungen an Wurzeln und Sprossen 443
α) Nichthalophyten 443
β) Halophyten 444
3. Die Halobiose der Meeresalgen 447
a) Das pflanzengeographische Material und seine allgemeine ökologische Beweiskraft 447
α) Abhängigkeit vom Salzgehalt 448
1. Scheidung der Arten 448
2. Scheidung der Individuen 450
β) Ökologische Beurteilung der Brackwasservarianten und -Zwergformen 451
1. Welchen Schluß erlauben die Standortsverhältnisse . . . 451
2. Kritik der Oltmannsschen Beweisführung 452
b) Die experimentellen Seesalzwirkungen 454
α) Die ökologischen Kardinalpunkte 455
β) Befruchtung und Keimung in Abhängigkeit vom Salzgehalt 456
c) Salzwasser- und Süßwasseralgen 457
α) Wirkung der Versalzung des Mediums bei Süßwasseralgen . 457
β) Seesalzwirkung und Kochsalzwirkung 458
4. Die phanerogamen Meerespflanzen 459
a) Das pflanzengeographische Material 459
b) Experimentelle Seesalzwirkungen 460
5. Die Salzflechten der Meeresküsten 461
a) Einteilung der Zonen; Stellung der „submersen" Flechten . . . 462
b) Vertikalzonen und Assoziationsgrenzen 465
α) Abhängigkeit von Außenfaktoren (Brandung und Licht) . . 465
β) Bedeutung der Konkurrenz 468
γ) „Vorposten" und Zonengrenzen 470
1. Bei lebhafter Konkurrenz 470
2. Bei fehlender Konkurrenz 471

Seite
c) Horizontale Verteilung und Wirkung der Aussüßung 471
α) Nordsee und Ostsee; Vergleich mit phanerogamen Strandpflanzen 472
β) Bemerkungen über Abstufung der Halobiose und Schwierigkeiten ihrer Bestimmung 474
II. Bedeutung der Salzoptima und der ökologischen Valenz . . 477
1. Salzspielraum und terminologische Analyse der Halobiose 477
a) „ausgesprochene" und „nicht ausgesprochene" Halophyten . . 477
b) Salzpessimum und ökologische Valenz 478
2. Pflanzengeographische und physiologische Äquivalenz in den Vertikalzonen 480
3. Vergleichende Betrachtung der Abstufung der Salzempfindlichkeit physiologischer Funktionen und der Halobiose 483
a) Die Salzkurven einiger physiologischer Vorgänge bei halophoben Pflanzen 483
b) Die Salzwachstumskurven bei phanerogamen Salzpflanzen und bei Meeresalgen 487
C. Schlußbetrachtung 492
D. Kurze Übersicht der Arbeit und Zusammenfassung der Ergebnisse 496
E. Angeführte Literatur 498

A. Einleitung.

In vorliegender Arbeit werden recht verschiedenartige Gegenstände behandelt. So verschiedenartige, daß ihre Vereinigung befremdend wirken könnte. Wenn z. B. der Abbau oder Aufbau der Stärke in einem Syringablatt unter der Einwirkung einer ausgeglichenen Salzlösung mit dem von Aster tripolium oder die Verteilung und Ausbildung der halophytischen Flechtenzonen an den Schären des Finnischen Meerbusens mit derjenigen der schwedischen Westküste des Kattegats verglichen wird, wenn Beobachtungen über die Permeabilität von Blattzellen für Chloride oder die Wirkung reiner und ausgeglichener Salzlösungen auf das Wachstum von Wurzeln mit Erfahrungen über die horizontale und vertikale Verteilung der Fucuszonen an den skandinavischen Küsten in Zusammenhang gebracht werden, so bedarf dies einer näheren Begründung.

Der Verfasser beschäftigt sich seit Jahren mit der Ökologie der Halophyten im weitesten Sinne des Wortes. Der von Iljin zur Lösung des eigentlichen Salzproblems beschrittene Weg stellt sich bei näherer Orientierung, obwohl er zweifellos einige willkommene Aussichtspunkte erreicht hat, als ein gefährlicher Irrgang dar, dessen Etappen desto mehr vom wirklichen Ziel abführen, je näher der Wanderer ihm gekommen zu sein glaubt.

Mehrere längere Reisen und Aufenthalte an den Küsten normalkonzentrierter und stark ausgesüßter Meere und Meeresabschnitte haben den Verfasser zu der Überzeugung gebracht, daß eine vergleichende Betrachtung, die die „Salzfragen" aller hierher gehöriger Pflanzengesellschaften, der Meeresalgen und maritimen Flechten nicht minder als die der sog. „Strandpflanzen" und Halophyten im engeren Sinne, von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu erfassen sucht, die wirklichen Probleme und die Möglichkeiten ihrer Behandlung und schließlich ihrer induktiven Lösung klarer hervortreten lassen würde, als es bei der jetzt üblichen rein-physiologischen und isoliert-analytischen Bearbeitung einzelner Teilfragen möglich ist.

Ein solcher Plan muß ausgehen von dem großen ökologischen Experiment der Natur, dessen Ausfall an den verschiedensten Küsten die Grundlage der ver-

gleichenden Beobachtungen abgibt. Grundforderung ist also die eigene Anschauung und vergleichende Betrachtung möglichst verschiedenartiger Vegetationszonen an möglichst verschiedenartigen Meeresteilen (bzw. Salzstellen des Binnenlandes). Daran schließt sich das physiologische Experiment, dessen technische und logische Behandlung sich völlig dem ökologischen Gesichtspunkt unterordnet. Der Versuch ist also nicht mehr Selbstzweck innerhalb des Rahmens der Physiologie. Er wird vielmehr ein Mittel zum Zweck im weiteren Rahmen der induktiven und vergleichenden Ökologie.

Daß die physiologische Seite stark betont wird und die (auch ziemlich gut bekannten) morphologischen Seesalzwirkungen zurücktreten, ist, nachdem „das Halophytenproblem" so lange und so einseitig morphologisch-ökologisch behandelt wurde (vgl. dazu auch Fitting 1926), nur verständlich. Gar zu vieles ist vernachlässigt worden. Zudem spielen die morphologischen Salzwirkungen bei nur einem Teil, nämlich den Landhalophyten, theoretisch eine besondere Rolle, deren Lebensverhältnisse man sich freilich nach und nach allgemein als „das Halophytenproblem" anzusehen gewöhnt hat. Im weiteren Rahmen des vergleichenden Studiums der „Halobiose", worunter wir alle Lebenserscheinungen der im Salzwasser oder auf Salzboden lebenden Organismen verstehen, soweit sie eine Salzabhängigkeit zeigen, liegen die dringendsten Fragen ganz allgemein im Bereiche der physiologischen Ökologie. So glaubte ich in vorliegender Abhandlung mich auf diese Seite beschränken zu dürfen.

Vielfach ist das vorgebrachte Tatsachenmaterial völlig neu und das Ergebnis eigener Experimente oder vergleichender Standortsbeobachtungen, deren ausführliche Publikation in besonderen Abhandlungen etwa gleichzeitig oder etwas später erfolgt. In anderen Abschnitten handelt es sich weniger um das Beibringen neuer Tatsachen, als vielmehr um die synthetische Verknüpfung bereits bekannter, aber bisher isoliert betrachteter und darum ungenügend gewerteter Tatsachen und Probleme.

Eine große skandinavische Reise wurde mir durch Mittel der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft und des preußischen Kultusministeriums ermöglicht. Dafür sei auch hier mein bester Dank ausgesprochen. Auf kleineren Reisen nach dem Kattegat und an die schwedische Westküste konnte ich durch das freundliche Entgegenkommen des Leiters der ökologischen Station auf Hallands Väderö, Herrn Prof. Dr. Lundegardh in Stockholm, auch im Frühjahr auf der Insel arbeiten, als die Station noch geschlossen war. Ferner haben mich bei den Flechtenstudien auf Hallands Väderö meine Begleiter, die Herren Dr. Brandrup und Dr. Nebel, in vielfacher Weise unterstützt, und Herr Dr. Du Rietz in Upsala bestimmte bereitwilligst eine Anzahl Flechten. Allen diesen Herren sage ich hiermit meinen herzlichsten Dank.

B. Vergleichende Untersuchung der ökologischen Seesalzwirkungen.

Die Erscheinungen der Halobiose sind zu vielgestaltig, als daß sie sich in das enge Gehäuse der bekannten Schimperschen „Verbannungshypothese" der heutigen Lehrmeinung einzwängen ließen[1]).

1) Daß diese Hypothese auch nach allgemeiner Ablehnung der Theorie der „physiologischen Trockenheit" noch immer die Ökologen beherrscht, zeigen auch

Sollen neue Gesichtspunkte für die Beurteilung ihres Wesens und ihrer Abstufung gewonnen werden, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß endlich einmal die Gesamtheit der Erscheinungen — im Meer nicht minder als auf dem Lande — wenigstens in ihren Grundzügen vergleichend-ökologisch dargestellt werden muß.

Die konsequente Auffassung der pflanzengeographischen und physiologischen Erscheinungen, die uns hierbei begegnen, als direkte ökologische Seesalzwirkungen hebt die aus dem vergleichenden Studium gewonnenen neuen Gesichtspunkte deutlich heraus und bildet den Ansatz zu einer erstmaligen synthetischen Behandlung der ganzen Frage.

I. Landhalophyten und Wasserhalophyten.

1. Der angebliche Gegensatz.

In seiner „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage" stellt Schimper (1898, S. 817) nachstehende These auf, die in der Folge für die Beurteilung der Halobiose überhaupt maßgebend wurde: „Während es kaum einen Land[1])halophyten geben dürfte, der nicht ohne oder doch nur mit Spuren von Kochsalz in Kultur gedeihen könnte, wirkt die Verpflanzung von Salzwasser[1])pflanzen in Süßwasser oder umgekehrt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle tötend. Das Fehlen der Landhalophyten in der nichthalophytischen Landflora ist nur durch ihre Unfähigkeit, erfolgreich zu kämpfen, das Fehlen der Wasserhalophyten im Süßwasser dagegen durch ihre Unfähigkeit, dahin zu leben bedingt. Der Unterschied zwischen Halophyten und Nichthalophyten ist demnach im Wasser weit tiefer als auf dem Festlande in der Organisation begründet."

Wenn Schimper hiermit der Verbannungshypothese und ihrem Geltungsbereich ausdrücklich die Wasserhalophyten entzieht, so müssen bei ihnen die Lebenserscheinungen und die Abstufung der Halobiose offenbar wesentlich andere sein als bei den Landhalophyten.

Da nun Schimper den physiologischen Gegensatz nicht bloß zwischen den beiden Salzpflanzengruppen, sondern auch innerhalb der Land- und Wasserpflanzen jeweils zwischen Halo- und Nichthalophyten so scharf betont, erscheint es am besten, die Seesalzwirkungen zunächst einmal bei Landpflanzen vergleichend zu untersuchen. Auf der hierbei

---

die neuesten Werke der Pflanzengeographie (vgl. Lundegardh 1925, S. 286). Wenn Lundegardh auch nicht alle Halophyten einbegreifen möchte, so bleibt es doch auffällig, daß bei der Erörterung der Frage gerade solche Typen herausgegriffen werden, die ganz sicher das Salz nur ertragen.

1) Von mir gesperrt.

gewonnenen Basis werden sich dann die Verhältnisse bei den Meereshalophyten besser beurteilen lassen.

2. Der physiologische Unterschied in der Salzwirkung zwischen Halo- und Nichthalophyten bei Landpflanzen.

Naturgemäß nehmen die Nichtsalzpflanzen hier einen breiteren Raum ein; denn die Salzwirkungen äußern sich gerade bei ihnen am auffälligsten. So ist es verständlich, daß man sie hier (wenn auch erst in neuester Zeit) genauer studiert hat. Da es sich hierbei freilich meist um schädliche Wirkungen handelt, wird der Vergleich mit Salzpflanzen in vielen Fällen vorläufig nur ein Ausbleiben der Giftwirkungen bei letzteren feststellen. Damit ist aber schon viel gewonnen. Zudem werden uns außer den ökologisch negativen auch positive Seesalzwirkungen als Förderungen physiologischer Prozesse begegnen.

a) Seesalzwirkungen an Blättern[1]).

Durch Schnittflächen aufgesogene natürliche und künstliche Salzwässer beeinflussen die Regulation der Stomata und damit die Transpiration, ferner die Assimilation und den enzymatischen Abbau der Stärke je nach dem ökologischen Typus in sehr verschiedenem Maße[2]).

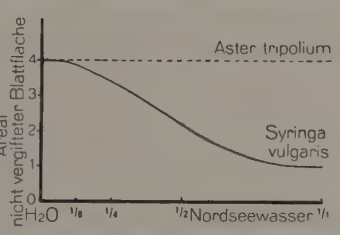


Fig. 1. Salzfleckenvergiftung der Blätter von Syringa vulgaris nach 3stündigem Aufsaugen der Lösungen in Sonne. Zum Vergleich Aster tripolium.

Bei Nichtsalzpflanzen (z. B. Syringa, Phaseolus, Helianthus) bewirkt Seesalz meist eine Hemmung der Transpiration durch Spaltenschluß und mit steigender Konzentration eine Steigerung der Hydrolyse der Stärke bei gleichzeitig gehemmter oder völlig unterbundener Synthese. Die Salzresistenz der Schließzellen gegenüber den rasch vergifteten Mesophyll- und Epidermiszellen läßt sich auf ihre weitgehende Impermeabilität für giftige Ionen zurückführen. Die Salzwirkung äußert sich in der best ausgeglichenen Lösung, dem Meerwasser, nicht wesentlich anders als mit reiner Natrium-Chlorid-Lösung.

Die Blätter der Salzpflanzen besitzen trotz gleichartiger Permeabilitätsverhältnisse für giftige Ionen eine weitgehende Immunität gegen aufgenommenes Seesalz. Von einer abnormen Steigerung der Stärkehydrolyse ist bei Aster tripolium wenig zu spüren und er vermag selbst unter Aufnahme starker Lösungen (3% und darüber)

1) Vgl. Montfort 1926.

2) Die Diagramme sollen die in der ausführlichen Arbeit (1926) eingehender behandelten Erscheinungen anschaulich machen. Die Transpirationskurven sind noch nicht veröffentlichten Versuchen entnommen. Eine vergleichende Erörterung der Kurven findet sich im Kapitel über die ‚Salzoptima'.

CO_2-Assimilation und Stärkesynthese aufrechtzuerhalten. Das gilt für Material von sehr verschiedenem Salzgehalt des Standortes am Finnischen Meerbusen, der westlichen Ostsee und an der Nordsee.

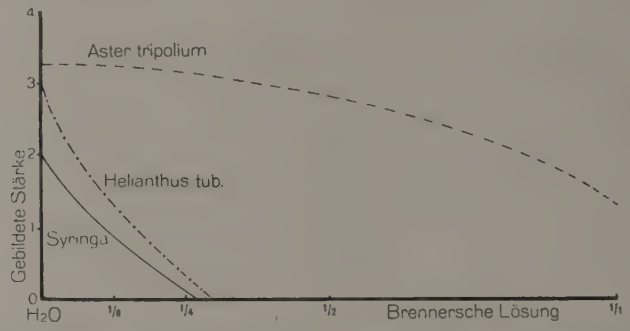


Fig. 2. Stärkesynthese durch CO_2-Zerlegung an vorher entstärkten Blättern von Syringa, Helianthus tuberosus und Aster tripolium nach 3stündigem Aufsaugen der Lösung in Sonne.

Selbst solche Salzpflanzen, die wie Aster tripolium sich des mit den Schnittflächen aufgenommenen Salzes mangels geeigneter Drüsen auf keine sichtbare Weise zu entledigen vermögen, bewahren die Immunität im Mesophyllgewebe auch dann noch, wenn diese Zellen, wie

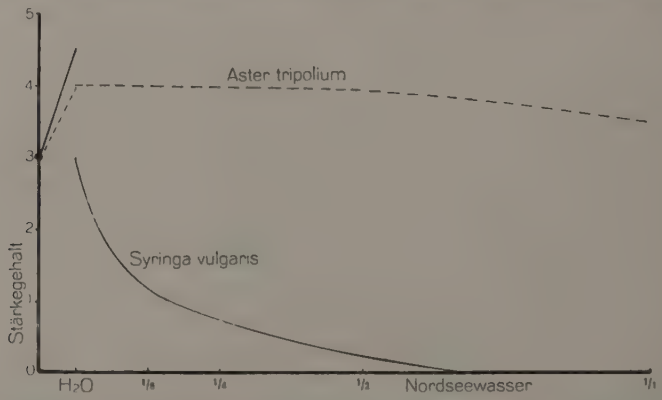


Fig. 3. Hydrolyse der Stärke bei Seesalz saugenden Blättern von Syringa vulgaris nach 5 Stunden. Zum Vergleich Aster tripolium. • = Ausgangsgehalt der Blätter an Stärke (bei beiden gleichgesetzt).

bei den rasch vergifteten Blättern der Nichtsalzpflanzen, mit Salzionen überschwemmt sind.

Fraglich bleibt allerdings, ob sezernierende und niemals absalzende Halophyten, deren Unterschiede schon Ruhland (1915) aufgefallen sind, die gleiche Resistenz besitzen. Vorversuche mit Glaux maritima und Statice Limonium,

die indes noch kein eindeutiges Ergebnis geliefert haben, scheinen darauf hinzudeuten, daß hier das Mesophyll, das normal vor zu starker Anhäufung des Salzes durch die Tätigkeit der Salzdrüsen bewährt wird, plötzlich gebotenen starken Salzlösungen gegenüber empfindlicher ist als bei solchen Halophyten, die (wie die Mehrzahl an den nordeuropäischen Küsten) auch normal keine Vorkehrungen zur „Absalzung" getroffen haben.

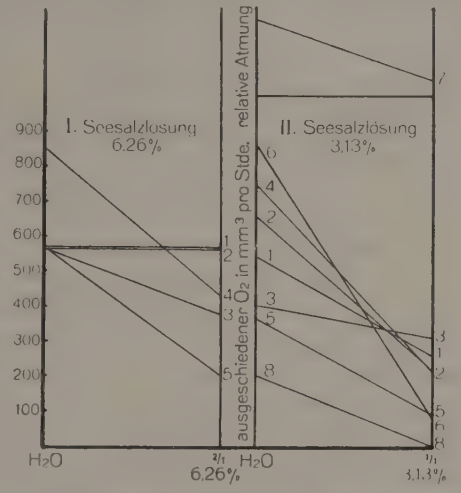


Fig. 4. Assimilationsgefälle $H_2O \rightarrow$ Brennersche Lösung bei nicht saugenden, submersen Trichomanes-Blättern. I. Seesalzlösung 6,26%. 1 = beide Blätter zur Vorprobe in H_2O. 2 = 3 Stunden nach Umsetzen des einen Blattes in die Lösung. 3 = nach 5stündiger Einwirkung. 4 = nach 14 Tagen in dunstiger Sonne. 5 = nach 16 Tagen in schwächerem Licht. II. Seesalzlösung 3,13%. 1 = nach 28 Tagen in dunstiger Sonne. 2 = nach 28 Tagen in stärkerer Sonne. 3 = nach 28 Tagen bei Beleuchtung mit einer 150-Watt-Lampe. 4 = nach 30 Tagen in schwach-dunstiger Sonne. 5 = nach 30 Tagen hinter besonntem Fenstervorhang. 6 = nach 30 Tagen in reiner Mittagssonne. 7 = unmittelbar danach im Dunkeln. 8 = unmittelbar nach der Verdunkelung in schwachem Licht.

Bezüglich der Salzabhängigkeit der CO_2-Assimilation sind wir nur ungenügend unterrichtet und zudem nur von submers den Lösungen ausgesetzten Blättern, während von saugenden und salzanreichernden überhaupt nichts bekannt ist. Da aber in den älteren Versuchen von Jakobi (1899), Treboux (1904) und Pantanelli (1904) die Salzwirkungen noch nicht mit ausgeglichenen Lösungen untersucht wurden, und ich mir vom Ausmaß der von jenen Autoren angegebenen Hemmung durch NaCl wenigstens in höheren Konzentrationen einer Seesalzlösung bei einem Nichthalophyten mit besserer Methodik eine eigene Anschauung verschaffen wollte, wurde die Hemmung des Gaswechsels bei den durch Mangel an Stomata besonders geeigneten und leicht submers verwendbaren Blättern von Trichomanes radicans mittels der Winklerschen Methode geprüft. Vor allem kam es darauf an, festzustellen, ob das bald eintretende Assimilationsgefälle H_2O-Salzlösung erhalten blieb, ob eine Anpassung stattfand oder nach längerer Einwirkung der Lösung starke Salzvergiftungen auftreten, wie sie Pantanelli besonders als Lichtsalzwirkungen auf die Chloroplasten fand, und wie sie mir auch aus anderen Versuchen mit Myriophyllum spicatum bekannt sind.

In Fig. 4 ist je ein Versuch mit doppelter und einfacher Brennerscher Lösung dargestellt. Obwohl mit $^2/_1$ Sole bald Plasmolyse auftritt, ist die O_2-Ausscheidung nach 3 Stunden gegen H_2O noch nicht gehemmt. Die bald darauf angetroffene Hemmung hat sich aber nach Rückgang der Plasmolyse (aus Vergleichsversuchen erschlossen) 14 Tage später nicht sehr verstärkt. Dagegen scheint eine Art „Salz-Lichtstarre" aufgetreten zu sein. Ich komme in einer besonderen Abhandlung darauf zurück. Wie lange die Assimilationshemmung ohne sichtbare Veränderungen des Chlorophylls anhalten kann, zeigt der Versuch mit H_2O und $^1/_1$ Sole. Selbst nach 4wöchiger Einwirkung der Seesalzlösung beträgt die Hemmung in mäßig starkem Licht noch ca. 60%, kann aber bei Lampenlicht durch Herabsetzung des H_2O-Wertes leicht auf 20% und darunter sinken. Sobald aber die Blätter in der Lösung einigemale direkter Sonne ausgesetzt waren, wird, wie man an den Kurven 4 und 6 sieht, das Gefälle immer steiler. Das liegt aber nicht nur an der „Salz-Lichtstarre" in der Lösung, d. h. an der relativ starken Assimilationssteigerung der H_2O-Blätter bei gehemmter Steigerung der Salzblätter. Vielmehr kommt noch eine direkte Schwächung der CO_2-Reduktion im Salzwasser gerade durch starkes Licht hinzu. So treten in direkter Sonne schließlich Quotienten des Assimilationsgefälles $\frac{H_2O}{Sole}$ von dem Wert 12 auf!

Dabei sind die „Salzblätter" nur etwas heller grün oder mehr graugrün geworden, was aber hauptsächlich auf Änderung des photischen Verhaltens der Chloroplasten und Einhaltung der „Profilstellung" (besser Seitenwandstellung) beruht. Eine auch nur ganz geringe Vergilbung konnte nicht wahrgenommen werden.

Daß in dem zuletzt geschilderten Stadium auch die Atmung stark gehemmt ist, zeigt die Kurze 7. In H_2O überwiegt der Wert den Salzwert um mehr als das Vierfache.

Die Transpiration mit der Schnittfläche Seesalz saugender Blätter soll später an der Hand zweier Kurven von Syringa und Cornus suecica besprochen werden.

Nehmen die Pflanzen die Salzlösung normal durch das Wurzelsystem auf, und wartet man, bis eine anfänglich infolge gehemmter Wasseraufnahme eingetretene Störung der Wasserbilanz verschwunden ist, so läßt sich der Einfluß der auch hier mikrochemisch verfolgbaren Salzanreicherung der Blätter auf die Transpiration unter natürlichen Verhältnissen studieren, wenn auch nicht ganz unabhängig von der Komplikation durch die Wurzeltätigkeit.

Solche Versuche verdanken wir Ricòme (1903). Schon 1922 habe ich auf ihre Bedeutung hingewiesen; leider sind sie in den neueren Arbeiten, die sich mit der Wasserbilanz der Salzpflanzen beschäftigen, unbeachtet geblieben. Das ist um so bedauerlicher, als Ricòme außer Vicia faba und Rizinus auch mit zwei Salzpflanzen experimentierte. Er fand, daß das Salz (Zusatz von 1% Natriumchlorid zu Knop.) nach seiner Aufnahme in die Blätter von Malcomia maritima und Alyssum maritimum deren Transpiration nur unerheblich herabsetzt.

Am Standort studierte dann Lundegårdh (1919, S. 24ff.) die Transpiration verschiedener Halophyten. Er bestätigt die Anschauungen von Fitting, Delf und v. Faber und kommt zu dem Ergebnis: „They never transpire as much as the mesophytes. Any decided relation between the intensity of transpiration and the salt accumulation does not exist" (S. 39).

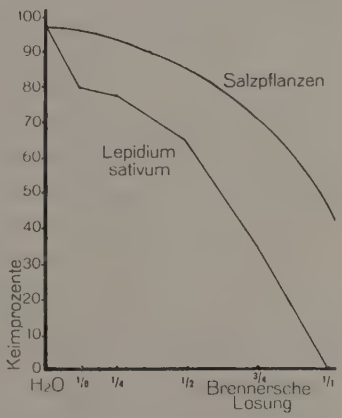


Fig. 5. Abhängigkeit der Keimzahl der Samen von der Salzkonzentration bei Lepidium sativum und Halophyten (letztere schematisch nach den Ergebnissen von Poma). Lepidiumsamen 10 Stunden in H_2O vorgequollen.

Die späteren Versuche von Stocker (1924 und 1925), wobei die Transpiration eingetopfter und mit den Lösungen begossener Pflanzen ermittelt wurde, bestätigen und erweitern die Auffassung Ricòmes und Lundegårdhs. Bei einer ganzen Reihe von Salzpflanzen der Nord- und Ostsee konnte einwandfrei gezeigt werden, daß die Flächeneinheitstranspiration, bezogen auf Erika = 1, zum Teil höher ist als bei typischen Mesophyten mit normalem Blattbau, nämlich zwischen 2,5 und 5,7. Damit ist nicht bloß endgültig bewiesen, was Stocker eingehend zu beweisen suchte, daß die Blätter der Halophyten ganz allgemein physiologisch nach der Seite der Hygromorphen hinneigen. Ebenso wichtig vom Standpunkt der vergleichenden Behandlung des Problemes der Halobiose ist der Nachweis, daß die normal mit den Wurzeln aufgenommenen Salze die Physiologie der Stomata bei Salzpflanzen so wenig zu beeinflussen vermögen, daß eine besondere Seesalzwirkung, wie wir sie bei Nichtsalzpflanzen beobachten, noch nicht einmal in der Transpiration zum Ausdruck kommt.

Damit decken sich auch die Erfahrungen über normale Spaltenregulation und Transpiration am Standort bei salzwassergetränkter Rhizosphäre (Montfort 1922, S. 157).

Wenn hier die Halobiose sich in dem Ausbleiben einer sonst beobachteten Seesalzwirkung kundgibt, so liegt das nur an dem Kriterium. Dieselbe Erscheinung der Salzanreicherung der Blätter kann auch als positiv-halobiontisches Merkmal studiert werden, indem der Hauptwert auf die osmotischen Druckverhältnisse und ihre Regulation, sowie die Permeabilitätsverhältnisse gelegt wird. Besonders über die osmotischen Verhältnisse liegen zahlreiche Erfahrungen vor, seitdem Cavara (1905) und Fitting (1911) die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt lenkten.

Abstufungen der Halobiose der Salzwüstenpflanzen kommen sicher auch in dem von Fitting entdeckten spezifischen Salzspeicherungsvermögen zum Ausdruck. Und durch neuere Arbeiten von Poma (1922), Faber (1923) und Keller (1925) sind die schon von Lundegårdh (1919) und Geßner (1920) erörterten osmotischen Regulationserscheinungen als ein wesentliches Merkmal der Halophyten erkannt worden. Aber auch hier fehlt es allenthalben an vergleichend-ökologischen Versuchen, die Wesen und Abstufungsgrad der Halobiose deutlicher kennzeichnen würden.

Die ersten Angaben über osmotische Werte nordischer Strandhalophyten in ihren Beziehungen zur Zonenanordnung verdanken wir gleichfalls Lundegårdh (1919, I, S. 2 ff., Tabelle I u. II). Derselbe Forscher untersuchte auch die Permeabilitätsverhältnisse der Halophyten sowie die Salzanreicherung durch die Wurzeltätigkeit bei Honkenya peploides, indem er die Pflanzen in verschiedenen NaCl-Konzentrationen wachsen ließ und sie nach 2 Wochen analysierte (Tabelle III; vgl. auch Lundegårdh 1925, S. 183).

Überhaupt enthalten die „Ekologiska och fysiologiska studier på Hallands Väderö" von Lundegardh eine Fülle wichtiger Angaben, die leider viel zu wenig Beachtung fanden. Freilich tappen wir bezüglich der Permeabilitätsverhältnisse der Halophyten für die Seesalzionen trotz dieser wertvollen Vorarbeiten noch völlig im Dunkeln, da diese älteren Versuche noch durchweg mit NaCl und anderen reinen Salzen arbeiten. So lassen sie sich zur Beurteilung der Halobiose teilweise nur mit Vorbehalt verwerten.

b) Seesalzwirkungen an Samen.

Die Prüfung des Einflusses von NaCl auf die Keimung von Samen hat schon in den 80er Jahren (vgl. Brick 1888, S. 124) zu dem Ergebnis geführt, daß die Samen von Nichtsalzpflanzen mit steigender Konzentration eine Keimverzögerung und Abnahme der Keimprozente erleiden. Gelegentlich vorkommende Förderung

der Keimung durch schwache Lösungen dürfte sich in den allgemeinen Rahmen der Stimulationserscheinungen einordnen lassen.

Die Reaktion des halophoben Typus ergibt sich aus der Fig. 5.

Bei Salzpflanzen wirkt Meerwasser nach neueren Versuchen von Poma (1922) und Montfort und Brandrup (1927 a) wesentlich ebenso wie bei Nichtsalzpflanzen, bloß liegt die Keimgrenze erheblich höher und je nach Abstufung der Halobiose spezifisch verschieden.

Behalten wir den Ausgangspunkt im Auge, so kommt man zu dem Ergebnis: Der Unterschied zwischen Halo- und Nichthalophyten scheint sich also auch bei der Keimung der Samen nicht anders als bei den Vorgängen in den Blättern und nur im Sinne der Schimperschen Anschauung kundzugeben: Jene vertragen lediglich höhere Konzentrationen, ohne durch sie gefördert zu werden. Die Optima der physiologischen Funktionen lägen aber gleichwohl im Bereich des Süßwassers.

Vielleicht ist aber die Hemmung der Keimung bei steigender Konzentration auch bei den Samen der Salzpflanzen einfach ein Ausdruck der verlangsamten Enzymtätigkeit, d. h. eine Hemmung der Mobilisierung, der die Samen überhaupt in ganz allgemeiner Gesetzmäßigkeit unterworfen sind, und deren Ökologie ihrerseits vom Abstufungsgrad der Halobiose der Mutterpflanzen völlig unabhängig bliebe.

Hier erhebt sich die Frage, ob nicht im weiteren Verlauf der Entwicklung, also am Keimling selbst, sich ein ökologischer Gegensatz äußert, der den Halophyten stärker vom Nichthalophyten scheidet als das bei den Blattfunktionen und der Keimung zum Ausdruck kommt.

c) Seesalzwirkungen an Wurzeln und Sprossen.

α) Nichthalophyten.

Die Giftwirkungen und Hemmungserscheinungen werden in ihrer Abhängigkeit von der Konzentration der Lösung demnächst in einer besonderen Abhandlung dargestellt (vgl. Montfort und Brandrup 1927b). Hier seien nur die Hauptpunkte aus den Versuchen mit Keimpflanzen von Pisum sativum, Zea Mais und Lepidium sativum angeführt [Fig. 6][1]).

Es äußert sich sehr rasch eine Wachstumshemmung, die gleichermaßen Wurzel und Sproß betrifft. An der Wurzel zeigen die Haare charakteristische morphologische Giftwirkungen.

---

1) Durch einen bedauerlichen Irrtum sind bei der Pisum-Kurve die Werte in $^1/_4$- und $^1/_8$-Lösung zu tief angegeben. Tatsächlich liegen sie bei 112 und 88. Das Gefälle verläuft also anfangs erheblich flacher! (Vgl. die entsprechende Abbildung in der ausführlichen Publikation bei Montfort und Brandrup 1927b.)

Die Salzempfindlichkeit der Wurzeln ist spezifisch abgestuft. Während ihr Wachstum bei Pisum nach 14 Tagen in $^1/_8$ künstlichem Seewasser (0,39%) nur ca. 10%, in ¼ (0,78%) gegenüber gewöhnlicher Nährlösung etwa 30% gehemmt ist, sind die entsprechenden Werte bei Mais bereits 25 und 55%. Noch stärker reagiert Lepidium, wo schon in $^1/_8$ Lösung 35% Hemmung gefunden wurde.

Die spezifische Salzempfindlichkeit bedingt auch zeitlich deutliche Unterschiede. Während bei Pisum die ersten 3 Tage die Wachstumskurven nur geringe Unterschiede zeigen, sind bei Mais und Lepidium schon am zweiten Tage in den Lösungen ganz erhebliche Hemmungen zu beobachten. In allen Fällen ist das Wachstum in ½ Seewasser (1,56%) in den ersten 3 Tagen fast völlig sistiert, um danach ca. 3—4 Tage langsam anzusteigen. Sodann ist aber bei einer Hemmung von 90—95% der Höchststand erreicht.

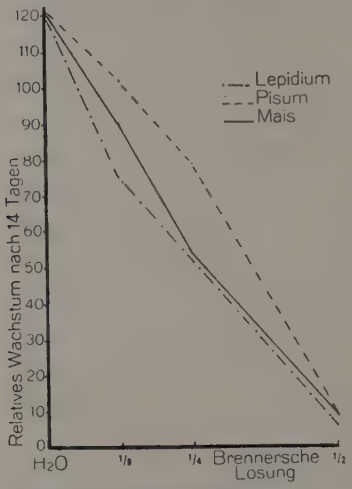


Fig. 6. Salzwachstumskurven von Lepidium sativum-, Pisum sativum- und Zea Mais-Keimlingen, bezogen auf gleiche H_2O-Maxima.

Bei Mais ist der erste toxische Hemmungseffekt mittels des Guttationskriteriums (vgl. Montfort 1920) schon 3 Stunden nach Einwirkung der Lösung zu sehen. Man erkennt damit deutlich die Beeinflussung des Wassertransportes schon in der schwächsten Lösung ($^1/_8$).

Daß sekundär infolge der Hemmung der Wasseraufnahme auch die Transpiration beeinflußt und die gesamte Wasserökologie gestört ist, bedarf keiner näheren Erörterung. Ein weiterer Ausdruck für die Salzwirkung ist die mit steigender Konzentration fortschreitende Hemmung der Entwicklung von Nebenwurzeln.

Am Sproß treten die gleichen Wachstumshemmungen auf. Der Hemmung der normalen Nebenwurzelbildung an der Hauptwurzel entspricht hier die Hemmung der Adventivwurzelbildung, was man leicht bei Tradescantiaarten sieht.

β) Halophyten.

In auffälligem Gegensatz zu den geschilderten Erscheinungen an halophoben Pflanzen, wo die Optima der Entwicklung, des Wachstums und der Organbildung im Süßwasser liegen und Hemmungen schon in schwachen Salzlösungen zu beobachten sind, haben schon Halket (1904), Peklo (1912), Poma (1922) und Keller (1925) darauf aufmerksam gemacht, daß bei gewissen Salzpflanzen Hemmungen umgekehrt im Süßwasser und die Optima der Entwicklung in schwachen oder mittleren Salzlösungen liegen. Da diese Erscheinungen bei Landhalophyten den Kernpunkt der Schimperschen These angehen, haben wir sie eingehend vergleichend-ökologisch untersucht und besonderen

Wert auf das Vorleben der Organe gelegt (vgl. Montfort und Brandrup 1927 a u. b). Bezüglich der Versuche muß auf die ausführliche Darstellung verwiesen werden.

Für Bildung und Wachstum der in abgestuften Lösungen an Rhizomen von Aster tripolium entstandenen Wurzeln liegt das Optimum je nach den Standortsverhältnissen der verwendeten Versuchspflanzen verschieden. Rhizome von stark ausgesüßtem Substrat scheinen das Optimum der Wurzelbildung wie bei Nichthalophyten im Süßwasser zu haben, solche von salzreicherem Boden hingegen in schwachen Salzkonzentrationen. Ob dies auch für das Wachstum der Adventivwurzeln gilt,

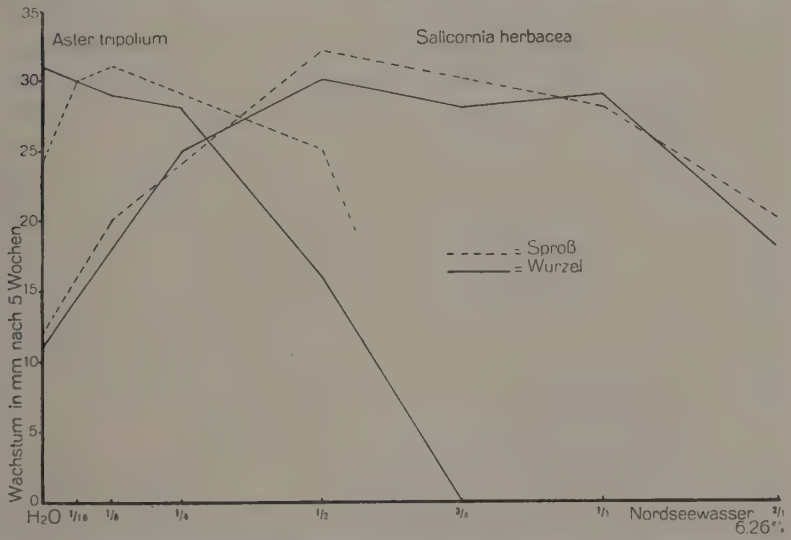


Fig. 7. Salzwachstumskurven zweier Keimlingspopulationen von Aster tripolium und Salicornia herbacea.

ist nicht ganz sicher. Übereinstimmend mit den Verhältnissen der halophoben Pflanzen findet man indes bei höheren Konzentrationen auch hier eine Hemmung des Wachstums.

Bei der Reaktion der Aster-Wurzeln auf plötzliche Steigerung der Salzkonzentration muß zwischen „Wasserwurzeln" und „Salzwurzeln" unterschieden werden. Beim Umsetzen von in Wasser gebildeten Wurzeln in die Lösungen tritt stets eine nach der Konzentration abgestufte Wachstumshemmung ein. Geht man aber von Wurzeln aus, die bereits in schwacher Lösung entstanden sind, dann vermögen sie auch in stärkeren Lösungen nach Überwindung der anfänglichen Hemmung mit der früheren Intensität weiter zu wachsen.

Auch hier tritt uns die Bedeutung des Vorlebens entgegen, freilich sind wir damit über den Rahmen des Ertragens der Seesalzwirkungen noch nicht hinausgekommen.

Untersucht man die Abhängigkeit des Wachstums von der Salzkonzentration an Aster-Keimlingen von sehr verschiedener Ausgangskonzentration der natürlichen Keimbetten, so liegen die Optima deutlich verschieden. Wird von stark ausgesüßtem Keimbett oder von Süßwassersubstrat ausgegangen, so befindet sich das Optimum bei der gewöhnlichen Konzentration der Süßwasserbodenlösung. Wird aber eine Population von stärker versalzenem Keimbett geprüft, so erscheint es schwach, doch unverkennbar nach der Salzseite hin verschoben.

Die Wachstumskurven für Salicornia-Keimlinge mit ihrem ganz erheblich nach der Salzseite verschobenen Optimum führen beim Vergleich mit den Asterkurven zu dem Ergebnis, daß wir hier zwei extreme Typen von Halophyten vor uns haben, die durch die Abstufung der Halobiose mit ihren so verschiedenen ökologischen Kardinalpunkten ebenso charakterisiert werden, wie wir das später von gewissen Meeresalgen hören werden (vgl. Fig. 7).

Abgesehen von diesen experimentellen Seesalzwirkungen lassen sich am Standort Rückschlüsse auf die Abstufung der Halobiose gewinnen aus der Verteilung der Salzpflanzen und ihrer Zonenanordnung in Abhängigkeit vom Salzgehalt. Die von Kearney (1904), Priestley (1911), Kolkwitz (1917), Lundegårdh (1919), Geßner (1920), Salisbury (1922) und Stocker (1924 und 1925) studierte Zonenbildung bot gewisse Anhaltspunkte schon durch die Kenntnis des Salzgehaltes des Bodens.

Es ist das Verdienst Lundegårdhs, als erster die Bedeutung der Konzentration der Bodenlösung erkannt und den Salzgehalt anstatt auf das Bodengewicht, auf den Wassergehalt bezogen zu haben (1919, S. 18 und 1925, S. 184, Anm. 2). Später betätigte sich am erfolgreichsten auf diesem Gebiete Stocker, ohne die Arbeit Lundegårdhs zu kennen. Er erkannte unabhängig von ihm den springenden Punkt.

Anhangsweise sei noch der Seesalzwirkung die Kochsalzwirkung gegenübergestellt.

Übereinstimmend mit den bekannten Befunden von Hansteen-Cranner (1912), Benecke (1907) und Osterhout (1907) tritt bei den erwähnten Nichthalophyten die Giftwirkung reiner NaCl-Lösungen sehr rasch auf. Wir haben sie eingehender studiert und einerseits mit den Hemmungserscheinungen an denselben Pflanzen in ausgeglichenen Lösungen, andererseits aber mit der Wirkung reiner NaCl-Lösungen an den Wurzeln von Salzpflanzen verglichen.

Dabei ergab sich das überraschende Resultat, daß Wurzeln von Salzpflanzen sich reinem NaCl gegenüber selbst dann noch genau so verhalten, wie die sehr rasch tödlich vergifteten Wurzeln von Nichtsalzpflanzen, wenn sie in Seesalzlösungen aufgewachsen und mithin salzadaptiert sind!

Überblicken wir die geschilderten Seesalzwirkungen an Halophyten, so muß zugegeben werden, daß manche von ihnen lediglich die Fähigkeit zum Ertragen der Salzlösungen bekunden. Andere hingegen offenbaren so deutlich die physiologische Förderung der Lebensprozesse, daß sie nicht mehr in den Rahmen der Schimperschen These hineinpassen. Wir wollen aber im Auge behalten, wie nötig es ist, von einer schematischen Charakterisierung einer Pflanzengruppe, in der ökologisch-heterogene Elemente sich vermischen, zu einer Untersuchung der Einzelerscheinungen zu gelangen, damit nicht der Natur Gewalt angetan wird.

3. Die Halobiose der Meeresalgen.

Wir haben die Erscheinungen einander gegenübergestellt, die sich abspielen, wenn Blätter, Samen, Wurzeln und Keimlinge von Seesalzlösungen getroffen werden. Der ökologische Gegensatz zwischen Salz- und Nichtsalzpflanzen ist dadurch scharf hervorgetreten. Wir beschränkten uns hierbei auf die Landhalophyten und müssen nun den Gesichtskreis erweitern. Wenn Schimper in dem oben charakterisierten Vergleich von Wasserhalophyten spricht, hat er vorwiegend die Meeresalgen im Auge.

a) Das pflanzengeographische Material und seine ökologische Beweiskraft.

Wenn es sich darum handelte, die pflanzengeographische Bedeutung eines bestimmten Faktors für die Verteilung der Pflanzen zu ermitteln, so ist der Weg der Forschung häufig der gewesen, daß man zunächst die Natur, diesen großartigsten Experimentator befragte, um später, belehrt durch ihre Antworten an möglichst verschiedenen Standorten, an denen jener Faktor in seiner Intensität verschieden abgestuft wirksam war, das Experiment ceteris paribus mit Variation des einen Faktors anzustellen. Zu welchen Erfolgen schon der erste Wegabschnitt führen kann, wenn der an verschiedenen Standorten vergleichend beobachtende Forscher das Naturexperiment richtig zu analysieren vermag, das wissen wir heute, wo man so rasch vom Standort zum Laboratorium rennt, kaum mehr abzuschätzen. Und doch besitzen wir ein klassisches Beispiel dafür, in welch hohem Maß das kausale Verständnis pflanzengeographischer Tatsachen in Fällen, wo das Experiment noch nicht angestellt werden kann, lediglich durch eingehende vergleichende Beobachtungen in der Natur gefördert werden kann (vgl. Bertholds Studien über die Bedeutung des Lichtes für die Verteilung der Algen

im Golf von Neapel, 1882)[1]). Es wird Gelegenheit sein, Wert und Grenzen solcher Arbeitsweise für unsere Frage zu kennzeichnen.

a) Abhängigkeit vom Salzgehalt.

Die Wirkung des Salzgehaltes ist so oft erörtert worden, daß hier nur einige Kernpunkte herausgegriffen werden sollen. Im übrigen sei auf die Darstellung bei Oltmanns (1923, S. 64 ff. u. 334 ff.) verwiesen.

Die bekannten Unterschiede in der Vegetation und Flora der Algen zwischen Nord- und Ostsee, die der Abnahme des Salzgehaltes parallel gehen und denen an tief einschneidenden und innen ausgesüßten norwegischen Fjorden entsprechen, äußern sich einmal in einer Scheidung der Arten, dann aber auch in einer Scheidung der Individuen.

1. Scheidung der Arten.

Das von Oltmanns zusammengestellte Material darf als bekannt vorausgesetzt werden. Es zeigt die Abstufung der Halobiose in allen Schattierungen und liefert bereits Anhaltspunkte zur Beurteilung der ökologischen Kardinalpunkte der Salzminima, -Optima und -Maxima.

Welche Beweiskraft kommt nun der horizontalen Scheidung und den Vertikalzonen zu, wenn diese, wie z. B. bei den von Börgesen (1902) auf dem Färöer studierten „Pools", aus besonderen Gründen an starke Salz„sprünge" gebunden sind? Welchen Schluß gestatten die Zonen in horizontaler und vertikaler Richtung auf den Grad der Halobiose und die ökologischen Salzoptima?

Zunächst einige markante Beispiele. Sie sollen zeigen, daß sowohl bei der horizontalen wie bei der vertikalen Verteilung sowohl die Grenzen einer Art wie auch die optimale Entwicklungszone nur unter bestimmten Umständen brauchbare Schlüsse zulassen.

1. In einer von Kleen (1874) im nördlichen Norwegen untersuchten Bucht verschwinden mit fortschreitender Aussüßung Fucus serratus, vesiculosus, Sherardi und Ascophyllum nodosum. Schließlich bleibt nur noch F. ceranoides übrig, den man in Norwegen auch sonst sogar relativ weit in die Flüsse hinaufgehen sieht. Leider wurden die Salzverhältnisse von Kleen nur in den Grundzügen und nicht eingehend untersucht.

Angenommen, die täglichen Schwankungen und der mittlere Salzgehalt an der Stelle, wo Fucus serratus seine Grenze hat, sei genau bekannt. Folgt daraus, daß dort das physiologische Salzminimum liegt? Wir beobachten z. B. in der Ostsee, daß Fucus vesiculosus mangels einer Begrenzung durch serratus sich vertikal viel weiter nach unten

1) Auf die grundsätzliche Bedeutung dieser Arbeit im angegebenen Sinne hat auch Kniep (1907, S. 638) hingewiesen.

erstreckt als an der norwegischen Küste unter gleichen Lichtverhältnissen bei normalem Salzgehalt, während im Innern der Fjorde im Brakwasser unter Umständen wieder die Vertikalzonen der Ostsee auftauchen, wenn die ausgesüßte Oberschicht tief genug hinabreicht, um Fucus serratus fernzuhalten.

Das zwingt zu der Annahme, daß in dem Fall von Kleen gewiß auch das Tieferrücken von Fucus vesiculosus begrenzend auf Fucus serratus eingewirkt haben dürfte. Ohne dessen Konkurrenz würde er vielleicht doch etwas weiter in das ausgesüßte Becken vorgedrungen sein. All dies ist eingehender zu untersuchen.

2. Die Vertikalzonen der nur bei Sturm aufgefüllten, sonst oberflächlich ausgesüßten Felstümpel der obersten Spritzzone, die man so schön an heftig umbrandeten Felsen der norwegischen Westküste, aber auch noch an besonders exponiert liegenden äußeren Stellen des Finnischen Meerbusens beobachtet, zeigen regelmäßig in der spezifisch leichteren Oberschicht Enteromorpha- und Gladophora-arten, unterhalb je nach den Umständen Braun- oder Rotalgen. Hier wird man ebenso wie bei den von Gomon (1904) untersuchten Einmündungen von Quellen in die untere noch von der Flut aufgestaute Seine wichtige Anhaltspunkte für das „Salzbedürfnis" gewinnen, nicht minder aber das Bedürfnis empfinden, über die Grenzen der Arten und die Bedeutung der Konkurrenz mehr zu erfahren.

3. Setzen wir die Ostsee ökologisch einem tiefeinschneidenden und innen durch Flüsse ausgesüßten Fjord der norwegischen Westküste gleich, dessen ökologisches Äquivalent sie ja tatsächlich in vieler Hinsicht darstellt, dann gewinnen die Vegetationsverhältnisse am Finnischen und Bottnischen Meerbusen eine besondere Bedeutung. Auch sie sind seit langem in den Grundzügen bekannt (vgl. nur die Arbeiten von Gobi (1874, 1878) und Svedelius (1901)).

Bezüglich der Vermischung von Meeresalgen und Süßwasserpflanzen in den stark ausgesüßten Ostseezipfeln gilt allgemein was Oltmanns (1923, S. 342) angibt, es „schieben sich hier Süßwasserpflanzen mehr oder weniger weit vor und durchdringen die spärlichen Bestände von Meeresalgen. Die Dinge gehen mit dem Salzgehalt völlig parallel". Die Angaben von Porter (1894) über den Breitling bei Rostock und Schulz über die Verhältnisse bei Greifswald stimmen in den Grundzügen mit eigenen Beobachtungen in der Nähe der Station Tvärminne an der Südküste Finnlands bei 5—6 ‰ Salzgehalt überein, wenngleich die epiphytischen Meeresalgen auf Potamogeton pectinatus und Myriophyllum spicatum hier nicht so in die Augen fallen.

Selbstverständlich können am Finnischen Meerbusen die Süßwasservorposten, da sie Schlammwurzler sind, dem marinen Benthos der Felsbewohner keine wirkliche Konkurrenz bereiten. In dieser Hinsicht unterscheiden sich also bezüglich ihrer ökologischen Beweiskraft für den Grad der Halobiose die pflanzengeographischen Befunde bei weitgehender Aussüßung an den Horizontalgrenzen von denen an den besprochenen Vertikalzonen. Nur in solchen Fällen wird man also aus dem vergleichenden Stadium des Naturversuches einen

sicheren Schluß auf die Salz„bedürfnisse“ und die ökologischen Kardinalpunkte ableiten können. Um die Abhängigkeit vom Salzgehalt kennenzulernen, wird man also die von Berthold mit so viel Erfolg benutzte Arbeitsweise, deren Gefahr natürlich auch für den Lichtfaktor in der ungenügenden Beachtung der Konkurrenz liegt, mit Noll (1892, S. 299) nur mit Vorsicht anwenden: „Die an den natürlichen Standorten vorherrschenden Verhältnisse werden dabei oft als Anhaltspunkte dienen können, doch darf man nicht vergessen, daß die Verteilung der Algen im Meere keineswegs von ihrer Vorliebe für bestimmte Örtlichkeiten allein abhängig ist. Dieser Schluß wäre nur dann berechtigt, wenn die Wahl des Standortes eine vollkommen uneingeschränkte wäre. Die tatsächliche Verteilung ist aber das Ergebnis eines von unzähligen pflanzlichen Wesen geführten Vernichtungskampfes und es kommt also keineswegs nur die Vorliebe derselben für gewisse äußere Lebensbedingungen dabei zum Ausdruck, sondern auch das Maß der Überlegenheit einer Form über die andere.“

2. Scheidung der Individuen.

Bevor die Arten in horizontaler (oder vertikaler) Richtung vor allzustarker Aussüßung Halt machen, nehmen sie, sofern sie nur plastischer Natur sind, den Kampf noch eine Zone weit mit veränderter Gestalt auf. Der Scheidung der Arten geht also bei vielen Formen eine Scheidung der Individuen voraus. In ihr äußert sich die Salzwirkung nicht minder stark als in jener Ablösung, und wiederum zeigt sich bei den Pflanzen die gleiche Erscheinung wie bei den Seetieren.

Die Wuchsformen der Algen aus brackigen Meeresabschnitten sind lange bekannt. Sucht man sich aber auf Grund der zusammenfassenden Darstellung bei Oltmanns (1923, S. 64ff.) ein Bild zu machen, so vermißt man bei den Fucusarten die Gegenüberstellung der Zwerg- und Kümmerformen aus den norwegischen Fjorden mit den von Svedelius und Archizowski beschriebenen baltischen Formen der Ostsee. Ein solcher Vergleich hätte für die Beurteilung dieser Erscheinung großen Wert.

An der lappländischen Eismeerküste und an den Fjorden Norwegens begegnet man an den Bach- und Flußmündungen leicht solchen Krüppeln. Im Anschluß an Kleens (1874) Beobachtungen erwähnt auch Kjellmann (1877, S. 61) solche Dinge von der Nordküste Skandinaviens und von Novaja Semlia. Überall handelt es sich um Orte starker Aussüßung.

In Norwegen ist eine der interessantesten Formen Fucus ceranoides, da er weit in die Flußmündungen eindringt. Leider wissen wir gar nichts darüber, wieweit hier Standortsmodifikationen oder genotypische Rassen, vielleicht auch Bastarde vorliegen (vgl. Stomps 1911 und Kniep 1925). Kleen bildet eine Formserie ab, die den Einfluß der Abnahme des Salzgehaltes sehr schön kundgibt.

Von Fucus serratus, der viel empfindlicher gegen Aussüßung ist (vgl. Kleen 1874 und Kniep 1907), kommen an der Ostküste Schonens (nach brieflicher Mitteilung von Dr. Du Rietz) unter der Fucus vesiculosus-Zone Thalli vor, die viel zarter sind als am Kattegat und Skagerrak und bei denen die charakteristische Zähnung meistens fast ganz verschwunden ist. (Über weitere Wuchsänderungen bei Braun- und Rotalgen vgl. Oltmanns.)

Alle diese Dinge sind aber in ihrer Abhängigkeit vom Salzgehalt und unter Vergleich möglichst verschiedener Gegenden nur sehr mangelhaft untersucht. Für die finnischen Algologen und Pflanzengeographen wäre es z. B. eine dankenswerte Aufgabe, die Vegetation in der tiefeinschneidenden schmalen Pojoviken bei Ekenäs eingehender zu untersuchen, wo, wie ich selbst sah, Fucus vesiculosus etwa bei 3‰ Salzgehalt seine Grenze findet, die an der Felsenküste und in völlig klarem Wasser unter Ausschaltung jeglicher Konkurrenz direktökologisch durch den Salzmangel bedingt ist. Dort müßte man die letzten Vorposten von Fucus vesiculosus mit etwa vorhandenen Formen von balticus und angustifolius vergleichen und dem norwegischen F. ceranoides an die Seite stellen.

β) Ökologische Beurteilung der Brackwasservarianten und Zwergformen.

1. Welchen Schluß erlauben die Standortsverhältnisse?

Abänderungen des Wuchses in einem Ausmaß, daß man von besonderen „Formen“ oder „Varietäten“ sprechen kann, begegnet man an Stellen von recht verschiedenem Bedingungskomplex. Wenn der Bach, an dessen Mündung die Kümmerformen auftreten, kurz zuvor ein Torfmoor durchfloß, wie das zuweilen an den norwegischen Fjorden vorkommt, dann liegt sicher ein Medium vor, das in mehrfacher Hinsicht von dem außerhalb der Flußmündung gelegenen verschieden ist. Es seien nach Beobachtungen am Öksfjord und am Lyngenfjord einige Möglichkeiten angedeutet.

1. Das Oberflächenwasser wird stark verdünnt.
2. Humusstoffe verändern den Gehalt an organischer Substanz.
3. Der pH, der durch einfache Verdünnung unverändert bleibt, kann bei starker Vermischung des Meerwassers mit saurem Torfwasser von der alkalischen Seite zur sauren verschoben werden.
4. Trübung des Wassers durch suspendierte Teilchen können die Lichtverhältnisse ändern.

Solange wir den Einfluß der Veränderungen jedes einzelnen dieser Faktoren nicht genau kennen — und unsere Kenntnisse liegen in dieser Hinsicht recht im argen — sind wir auf sorgfältige und vielfältige vergleichende Beobachtungen angewiesen.

Die unter 2. erwähnten Verhältnisse können besonders an solchen Stellen wirksam sein, wo infolge der Windverhältnisse oder Strömungen faulende Tangmassen oder vom Land zugeführte Pflanzenreste sich anhäufen. Das wird dann freilich nicht mehr

in der Nähe von Flußmündungen eintreten, vielmehr in stillen Buchten, und die „Kümmerformen" werden zumeist „losgerissene Thalli" darstellen. So liegen die Verhältnisse an einigen Fundstellen reduzierter Fucus-Formen in der Ostsee (vgl. Oltmanns 1923, S. 67). Wir kommen gleich auf sie zurück.

Nun zwingt uns aber glücklicherweise niemand, am allerwenigsten die Natur selber, gerade solche „unsauberen" Orte aufzusuchen. Schon an der Ostküste Schonens treten reduzierte Fucusformen (serratus) in ganz reinem Wasser auf. Ganz besonders aber gestattet die Vielgestaltigkeit der Naturerscheinungen in Norwegen, nach einigem Suchen Orte aufzufinden, wo zwar die starke Aussüßung gegeben, im übrigen aber keine wesentliche Veränderung des normalen Seewassers eingetreten ist. Ich kenne solche Stellen im äußersten Norwegen und an der lappländischen Eismeerküste. Daß sie auch im südlichen Skandinavien vorkommen, ist außer jedem Zweifel.

Selbstverständlich tut man gut, bei solcher Beweisführung an Stelle von Gletscherbächen, die die Umgebung der Mündung weithin trüben — ganz abgesehen von der Temperaturveränderung — (wie das z. B. an einigen sonst brauchbaren Stellen im Lyngenfjord östlich Tromsö der Fall ist), die Verhältnisse an den Mündungen besonders ausgesuchter, klarer und kein Moorwasser führender Bäche heranzuziehen. Ein Vergleich mit Material von sehr verschieden abgestuften Bedingungen im angegebenen Sinn, der leider noch aussteht, dürfte dann wohl die überragende und formativ ausschlaggebende Bedeutung des Salzfaktors mit Sicherheit erweisen. Diesen Schluß gestattet schon das vorliegende freilich dürftige Material.

2. Kritik der Oltmannsschen Beweisführung.

In dem Abschnitt über „Formwechsel" im allgemeinen Band seines Algenwerkes bespricht Oltmanns die Verhältnisse der Brackwasserzwergformen und kommt zu dem Ergebnis, man könne „vorläufig nur sagen, daß es sich bei den abweichenden Formen des Fucus usw. wie auch bei den Palmellen um Hemmungen handeln möchte, die durch schädigende Stoffe herbeigeführt werden" (1923, S. 67). Dieses vorsichtige Ergebnis der kritischen Besprechung der fraglichen Erscheinung aus der Feder Oltmanns' macht stutzig und zwingt zu eingehender Auseinandersetzung mit seinen Beweisgründen. Dies vor allem deshalb, weil es sich hier um einen Fall handelt, der theoretisch für die Halobiose der Meeralgen und die Beurteilung ihrer Abstufung von größtem Interesse ist.

Ein Vergleich der Darstellung in der ersten Auflage (1905, S. 231 ff.) und der fast 20 Jahre später herausgekommenen Neuauflage zeigt deutlich eine Änderung zugunsten der Auffassung vom ausschlaggebenden formativen Reiz organischer Verunreinigungen.

Bestimmend für die Beweisführung von Oltmanns ist der Befund: „nur wenige Exemplare der genannten Typen (gemeint sind reduzierte Fucusvarietäten

der Ostsee) wurden festgewachsen aufgefunden, die meisten liegen losgelöst auf modigem, schlammigem usw. Grunde" (1923, S. 65). Weiterhin betont Oltmanns die Übereinstimmung ihrer vegetativen Vermehrung auf dem abnormen Substrat mit entsprechend lebenden Formen aus salzreicheren Meeresabschnitten, wo morphologisch vergleichbare Abänderungen des Wuchses und der Vermehrungsweise (mit Schwund der Sexualität) offensichtlich unabhängig vom Salzgehalt auftreten.

Im weiteren Verlauf der Beweisführung steht nun Oltmanns offenbar stark unter dem Eindruck solcher ausgesprochenen Abnormitäten (abnorm ist ja hier auch das Substrat), wie sie von Sauvageau (1907) und Cotton (1912) geschildert wurden. So verschiebt sich unmerklich die Diskussionsbasis und schließlich werden ökologisch ganz ungleichartige Erscheinungen miteinander verglichen, lediglich weil Oltmanns den Schwerpunkt auf die losgerissenen oder auf Schlamm wachsenden oder sonstwie an „unsauberen" Orten lebenden Formen verlegt.

Freilich liegt nun gerade hierin das tertium comparationis zu dem Fucus lutarius von Sauvageau und Fucus muscoides von Cotton. Allein es heißt doch, um den ökologischen Kernpunkt wie eine Katze um den heißen Brei herumgehen, wenn die normal an Felsen festgewachsenen und in nicht verunreinigtem aber stark brackigem Seewasser lebenden Zwergformen übersehen werden. In der ersteren Auflage wurde noch von den Zwergformen der Ostsee gesagt, daß sie „oft gar nicht festgewachsen leben" (1905, S. 233).

Natürlich scheiden für den ökologischen Vergleich Formen von schlammigem Untergrund oder irgendwie „unsauberen" Wasserbecken von vornherein aus. Wenn Oltmanns reduzierte Fucusformen in der Ostsee, wie er ausdrücklich betont, nur auf solchem Substrat bzw. Medium sah, so kann das nur daran liegen, daß er sie nicht an der fennoskandischen Küste suchte. Mit der kurzen Bemerkung aber, auch auf den Lofoten schiene der Standort einer stark reduzierten Ascophyllum-Form „nicht übermäßig sauber zu sein" (1923, S. 67), ist wenig gewonnen. Zudem werden von ihr die oben erwähnten, schon von Kjellmann beobachteten und auch Oltmanns bekannten reduzierten Fucusformen der Flußmündungen an den norwegischen Fjorden nicht betroffen.

Welche Gefahr eine ökologisch unrichtige Gegenüberstellung mit sich bringt, zeigt der Versuch von Oltmanns, die reduzierten Fucusformen an den erwähnten Standorten formativ durch den Hinweis auf die Ätiologie der Palmellen verständlich zu machen, die Livingston bei Stigeoclonium durch giftiges Moorwasser hervorrufen konnte!

Wenn Oltmanns auf Grund solcher Gegenüberstellung und der Besprechung der Abweichungen von der Normalform bei Pelvetia in Felslöchern und an bei Ebbe freiliegenden Klippenstandorten schließlich zu dem Ergebnis kommt, „und so bleibt bei kritischer Betrachtung aller behandelten Fälle eigentlich nur die Gewißheit übrig, daß die Außenwelt in den Gang der Ereignisse eingreift. Das aber ist betrübend wenig" — so glaube ich dem entgegenhalten zu müssen, daß bezüglich der Frage des Salzfaktors erstens die kritische Betrachtung keine kritisch-vergleichende ist, zweitens, daß unter den tatsäch-

lich behandelten Fällen die ökologisch entscheidenden leider fehlen. Die normalhaftenden Zwergformen von Fucus vesiculosus aus Brackwassern norwegischer Fjorde treten in ähnlichen Entwicklungsreihen auf wie die normalhaftenden Ostseezwerge, doch scheint eine so starke Verkümmerung der Formen, wie sie mitunter in den innersten norwegischen Fjorden auftritt, in der Ostsee selten oder gar nicht vorzukommen (nach brieflicher Mitteilung von Dr. Du Rietz).

Auch hier wäre eine eingehende Gegenüberstellung des Materials von Standorten mit genau bekanntem Salzgehalt unter Beachtung der obigen Anstände recht förderlich. Ich hoffe übrigens in Bälde selbst hierüber einiges mitteilen zu können.

Zum Schluß ein Hinweis auf Halozoa, der, wie mir scheint, ökologisch berechtigter und auch heuristisch wertvoller ist, als der auf die Hemmungspalmellen durch giftiges Sumpfwasser.

In richtigem Gefühl erinnert Oltmanns noch in der ersten Auflage (1905, S. 234) an die Abänderungen des Salzkrebschens Artemia salina unter dem Einfluß des Salzgehaltes. Leider wagt er den Vergleich neuerdings nicht mehr, obgleich inzwischen die damals aufgetauchten Bedenken gegen die Versuche von Schmankewitzsch sich bei mehrfacher Nachprüfung als unberechtigt herausgestellt haben. Die sorgfältigen Zuchtversuche von Gajewski mit abgestuften, aber konstant bleibenden Konzentrationen offenbaren am deutlichsten die Abänderungen des Wuchses. Es gibt ausgesprochene Salz-, Brackwasser- und Süßwasserformen. Die ja nach den Standortsverhältnissen durch Größe, Farbe, Borstenansatz des Hinterendes gekennzeichneten „Formen" lassen sich zum größten Teil experimentell auf die Abstufung der Salzkonzentration zurückführen (vgl. auch Hesse 1924, S. 379).

Hier haben wir also offenbar modifikative Rassen, deren Existenz wir bei Fucus vesiculosus vorläufig nur vermuten können, als ausgesprochene „Salzmodifikationen des Standortes". Der Vergleich zwingt geradezu zu einer entsprechenden Untersuchung der Fucusarten und Kümmerformen, wenngleich des Ergebnis dort wesentlich anders ausfallen dürfte. Es dürften nämlich die als „angustifolius" und „balticus" bezeichneten Fucusformen der Ostsee genotypisch kaum mit den Kümmerformen von Norwegen identisch sein. Die interessanten und sehr lehrreichen Befunde von Göte Turesson (1922, 1925) an Rassen höherer Pflanzen deuten darauf hin, daß die meisten bislang als Standortsmodifikationen gedeuteten „Formen" und „Ökotypen" genotypisch verschieden sind.

b) Die experimentellen Seesalzwirkungen.

Die Versuche, im Experiment die Beziehungen der Meeresalgen zum Salz zu ermitteln, greifen weit zurück und erstrecken sich auf morphologische, entwicklungsgeschichtliche und physiologische Fragen.

Überblickt man das Material der Einzeluntersuchungen an Diatomeen, Konjugaten, Grünalgen, Braun- und Rotalgen, so umfaßt es die Lage der Kardinalpunkte für die allgemeine Entwicklung, die Fähigkeit zum Ertragen extremer Verhältnisse und die Abhängigkeit der Befruchtung und Keimung vom Salzgehalt. Aus der rein-physiologischen Literatur kämen noch Angaben über den Einfluß der Salzkonzentration auf die Elementarfunktionen (Atmung und Assimilation) hinzu. Da ich jedoch in einer experimentellen Studie auf diese wichtigen Fragen zurückkommen werde, soll hier auf den Gaswechsel nicht näher eingegangen werden.

Wir wollen einige Punkte kurz besprechen und außer dem Hinweis auf die dringendsten ökologischen Fragen, die der Lösung harren, jeweils die angestrebte Verbindung mit Landhalophyten herstellen.

α) Die ökologischen Kardinalpunkte.

Hier sind unsere Kenntnisse besonders dürftig. Für niedrige Algen verdanken wir O. Richter (1906, 1909) Angaben aus Kulturversuchen in abgestuften Lösungen mit Diatomeen und Grünalgen. Die Meeresdiatomee Nitschia putrida zeigt als stenohaline Alge Minimum, Optimum und Maximum des Wachstums bei 10‰, 20‰ und 60‰, während eine euryhaline Protococcoidee in denselben Grenzen kaum deutlich wahrnehmbare Unterschiede aufwies. Für andere marine Diatomeen aus der Adria liegt das Maximum nach Techet (1904, 1906) noch oberhalb 85‰.

Ich übergehe die vielen Angaben über das vorübergehende Ertragen extremer Konzentrationen in beiden Richtungen und weise nur auf die exakten Versuche von Kylin hin (1917), wo die Grenzwerte für eine ganze Reihe von Algen ermittelt werden.

In Zukunft wird man, abgesehen von den allgemeinen physiologischen, d. h. unabhängig vom Vorleben vorhandenen, die ökologischen Kardinalpunkte zu ermitteln suchen und verschiedene individuelle Adaptionsstufen derselben Spezies wie auch ökologisch heterogene Spezies miteinander vergleichen. Gerade für das Problem der Fucusformen und Zwergformen wären solche Versuche von größtem Wert, um diese ökologisch näher zu kennzeichnen und die Grenzen zwischen phänotypischer und genotypischer Salzadaption zu ziehen.

Ein Vergleich der bisherigen (freilich dürftigen) Ergebnisse mit denen an Landhalophyten zeigt die große Übereinstimmung in der Abstufung der Halobiose der beiden Gruppen. Der von Schimper betonte Gegensatz tritt nirgends zutage. Würde man die Wachstumsversuche an niedrigen Algen von O. Richter in einem graphischen Schema mit unseren Entwicklungskurven von Aster tripolium und Salicornia (vgl. S. 445) und denen anderer noch nicht genau untersuchter Halophyten zusammenstellen, so dürften sie durchaus nicht aus

dem Rahmen fallen (vgl. dazu das Kapitel über „Bedeutung der Salzoptima“ S. 477).

β) Befruchtung und Keimung in Abhängigkeit vom Salzgehalt.

Während wir über den Einfluß des Seesalzes auf die Entstehung von Sexualorganen nur aus vergleichenden Standortsbeobachtungen kümmerlich unterrichtet sind, stützen sich die Angaben auf die Funktion der Geschlechtszellen und die Entwicklung befruchteter Eier, wenigstens bei der Gattung Fucus auf exakte physiologische Versuche.

Die reduzierten Ostseeformen treten bei manchen Phaeophyceen und Rodophyceen ungeachtet ihrer habituellen Abänderung noch als normal fruchtende Individuen auf. Hier zeigt also schon auf der Naturversuch die weitgehende Unabhängigkeit der Ausbildung der Sexualorgane vom Salzgehalt des Mediums. Fucus und Ascophyllum dagegen verlieren schließlich die Fähigkeit zur Konzeptakelbildung und werden steril.

Lassen wir das vegetativ sich vermehrende Ascophyllum nodosum var. scorpioides wegen der noch völlig ungenügend ermittelten Beziehungen zum Salzgehalt der Standorte außer acht, so bleiben die Fucusformen als ökologische Gegensätze zu den vorhin erwähnten Ectocarpeen, Delesserien und Polysiphonia nigrescens. Die Bedeutung eines bestimmten Salzgehaltes für die Entwicklung der Konzeptacula von Fucus vesiculosus hat Kniep an einem Standort in Norwegen mit jahreszeitlich wechselndem Salzgehalt zeigen können.

Was hier in der morphologischen Reduktion und dem Fehlen der Sexualorgane bei den Brackwasserkümmerformen zum Ausdruck kommt, das ist auch den Sexualprodukten der normalen Form eigentümlich, wenn Medien von entsprechendem Salzgehalt auf sie einwirken.

Mit besonderem Dank begrüßen wir hier die Versuche von Kniep (1907), der bei mehreren Fucusarten nicht nur die Beweglichkeit der Spermatozoiden und die Befruchtungsfähigkeit der Eier, sondern auch Keimung und Wachstum der Zygoten in ihrer Abhängigkeit von der Salzkonzentration studierte. Wie weitgehend sich gerade bei dem gegen Aussüßung empfindlichen Fucus serratus der Grad der Halobiose im Keimstadium mit dem der gleichfalls empfindlichen Salicornia herbacea deckt, zeigt das Diagramm auf S. 487. Es begegnen uns also hier bei Algen dieselben Kurven wie bei Landhalophyten.

Es ist sehr schade, daß Kniep nicht noch mit einer Brackwasserform, z. B. F. ceranoides, arbeiten konnte, und höchst bedauerlich, daß in den 20 Jahren, die seit diesem grundlegend wichtigen Schritt vergangen sind, kein Algologe oder Physiologe auf diesem festen Grund weiter gebaut hat.

Die nächste und vielversprechende Aufgabe erblicken wir in der Übertragung der Kniepschen Versuche auf Fucus ceranoides und noch fruchtende vesiculosus-Kümmerformen aus der Ostsee und

aus der Nordsee bzw. Atlantischem Ozean. Diese müßten einmal mit normalem F. vesiculosus verglichen werden, sodann aber sollten innerhalb der von Kleen aufgedeckten Formenreihe von F. ceranoides Sexualzellen und Zygoten mit Rücksicht auf die Standortsverhältnisse der Mutterpflanzen vergleichend studiert werden.

c) Salzwasser- und Süßwasseralgen.

Die Brackwasserformen mariner Algen treten an ihren Standorten häufig mit ökologisch entgegengesetzten Vorposten der Süßwasservegetation gemischt auf. Besonders fremdartig anmutende Verhältnisse scheinen nach Oltmanns und Porter im Breitling bei Rostock vorzuliegen.

Der Minimalgrenze der marinen Algen im Bottnischen und Finnischen Meerbusen (wie in den gleichwertigen Abschnitten anderer Meere) entspricht auf der „Gegenseite" eine für verschiedene Formen recht verschieden hochliegende Maximalgrenze. Die Frage, in welcher Weise Seesalz auf Süßwasseralgen einwirkt, dürfte also in unserem Zusammenhang ebenfalls einige Beachtung verdienen. Möglicherweise lassen sich auch von dieser Seite her brauchbare Gesichtspunkte zur Beurteilung der Halobiose gewinnen.

α) Wirkung der Versalzung des Mediums bei Süßwasseralgen.

Das pflanzengeographische Material, in dem neuerdings dem Plankton eine besondere Aufmerksamkeit zuteil wird, belehrt uns über die Grenzen der in stark ausgesüßte Meeresabschnitte vordringenden Algen. Genaue Angaben auf Grund von Kulturversuchen verdanken wir A. Richter (1892). Vielfach traten bei Zusatz von NaCl Giftwirkungen auf, die sich in Verfärbung des Chlorophylls äußern, besonders wenn die Steigerung auf hohe Salzprozente rasch erfolgt. In vielen Fällen aber gehen sie wieder zurück, und nach einiger Gewöhnung wird auch ein größerer Konzentrationssprung meistens gut ertragen. Die Anpassung an höhere Konzentrationen gelingt natürlich besser mit Material von salzhaltigem Standort als mit solchem aus Süßwasser.

Giftwirkungen kann man auch an Flechtengonidien durch Seesalzlösungen hervorrufen (nach eigenen Versuchen mit Cetraria islandica). Es treten dann dieselben Verfärbungen der Chloroplasten auf, verbunden mit funktionellen Störungen, wie Hemmungen der CO_2-Assimilation, wie man sie auch an den Blättern von phanerogamen Wasserpflanzen beobachtet.

In diesem Zusammenhang ist die Beobachtung Richters von Bedeutung, daß zu Beginn der Salzeinwirkung allgemein die vorhandene Stärke abgebaut wird, ohne daß zunächst im Licht neue erscheint. Man darf also annehmen, daß die in vitro und an Blättern

bekannte enzymatische Steigerung der Hydrolyse auch hier wirksam sei, bis sich der physiologische Zustand der Zellen durch Anpassung an das neue Medium geändert hat.

Wenn Richter nach erfolgter Anpassung wieder Stärke auftreten sieht, so darf darin ein Beweis für den Rückgang der anfänglichen Inaktivierung der Chloroplasten erblickt werden. Das deckt sich mit Beobachtungen aus eigenen Versuchen mit Myriophyllum spicatum und Batrachium Baudotii. Bei weiteren Salzsteigerungen scheiden sich aber auch hier die vom Süßwasser kommenden Pflanzen von submersen Halophyten, wie Ruppia rostellata oder Zostera marina.

Wenn so auf der einen Seite der Gegensatz zwischen Salz- und Süßwasseralgen sich mit dem von phanerogamen Halophyten und Nichthalophyten deckt, so sei doch nicht vergessen, welche Sonderstellung unter den Nichthalophyten die Landpflanzen einnehmen, bei deren Blättern, soweit meine experimentellen Erfahrungen reichen, die Inaktivierung der Chloroplasten und die Störungen des normalen enzymatischen Stoffwechsels durch aufgesogene Salzlösungen leicht irreversibel sind und unter Umständen rasch zum Tod des gesamten Mesophylls führen. Der Unterschied beruht natürlich auf der durch Transpiration bedingten starken Anreicherung des Salzes im Mesophyll.

Worauf die Seesalzimmunität der marinen gegenüber den Süßwasseralgen beruht, ist noch ebenso dunkel wie bei den entsprechenden Verhältnissen der Landhalophyten. Welche Bedeutung der Möglichkeit rascher Permeabilitätsänderungen für die Salze und der Fähigkeit der Turgorregulierung zukommen kann, ist bei Oltmanns (1923, S. 352—353) erörtert. Doch deuten meine Versuche über das Eindringen von Salzionen in Mesophyllzellen von Salz- und Nichtsalzpflanzen, wenigstens, bei Landpflanzen darauf hin, daß die Permeabilitätsverhältnisse allein die Giftwirkungen bzw. die Immunität nicht verständlich machen. Freilich können diese Verhältnisse infolge des anderen Mediums nicht unmittelbar mit denen der Meeresalgen verglichen werden.

β) Seesalzwirkung und Kochsalzwirkung.

Man hätte auf den Gedanken kommen können, die marinen Algen, die in einem Medium leben, das 87% der Gesamtsalze an Natriumchlorid enthält, besäßen vielleicht eine besondere Resistenz dem NaCl gegenüber.

Nun spielen sich aber nach den wichtigen Versuchen von Osterhout (1907/08) bei der Einwirkung selbst sehr stark verdünnter NaCl-Lösungen auf Laminarien und andere marine Algen an der Plasmaoberfläche wesentlich die gleichen Erscheinungen ab wie bei Süßwasser-Vaucherien. Der vorherige Aufenthalt in Seesalzlösungen, selbst in der best ausgeglichenen Seesalzlösung, die es für marine Organismen gibt, dem Meerwasser, ist also selbst dann nicht imstande, die zum Tode führenden

kolloidchemischen Veränderungen des Plasmas unter dem Einfluß der einseitigen NaCl-Lösung wirksam aufzuhalten, wenn die antagonistisch wirkenden Ionen in der Zelle vorhanden sind.

Das alles brauchte hier nicht betont zu werden, wenn sich nicht darin die Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei Landpflanzen kundgäbe (vgl. S. 446).

Überblicken wir zum Schluß die mannigfaltigen Erscheinungen, die uns in der Halobiose der Meeresalgen entgegentreten, so kommen wir zu der Überzeugung, daß sich Meeresalgen und Süßwasseralgen pflanzengeographisch und physiologisch, also in jeder Hinsicht ökologisch nicht anders gegenüberstehen als Halo- und Nichthalophyten unter den höheren Landpflanzen. Die vergleichende Untersuchung zeigt die mannigfachsten Abstufungen auf und erbringt gleichzeitig den Beweis dafür, daß innerhalb dieser Abstufungen bei beiden Gruppen ökologisch völlig gleichwertige Typen ausgebildet sind.

Ich vermag mich daher der Anschauung Schimpers, wonach der Unterschied in bezug auf den Einfluß des Salzes „im Wasser weit tiefer als auf dem Festlande in der Organisation begründet ist", nicht anzuschließen. Die Meeresalgen wenigstens lassen sich nicht als Stütze dieser Auffassung heranziehen.

4. Die phanerogamen Meerespflanzen.

Mögen in der Flora der Meere die Algen weitaus dominieren, in der marinen Vegetation können bei geeigneten Bedingungen auch submerse Phanerogamen derartig massenhaft auftreten (vgl. nur die unterseeischen Seegraswiesen im Norden), daß die Bestände physiognomisch den Vergleich mit Tangen nicht zu scheuen brauchen. Oft genug treten beide Gruppen vermischt auf und für den vergleichenden Ökologen erhebt sich die Frage nach dem Grad der Halobiose der Seegräser im Verhältnis zu dem der marinen Algen.

a) Das pflanzengeographische Material.

Schon die Verbreitungsgebiete lassen gewisse Rückschlüsse auf die ökologischen Salzoptima zu. Wenn Zostera marina in der Ostsee mit abnehmendem Salzgehalt immer kleiner wird, bis die reduzierten Zwergformen schließlich im Bottnischen und Finnischen Meerbusen aus den dort üppiger werdenden Beständen von Zanichellia und Potamogeton pectinatus ganz verschwinden (vgl. Aschersohn (1871), so zeigt sich darin die gleiche Scheidung der Arten und der Individuen, die uns unter denselben Verhältnissen bei den

Tangen beschäftigte. Und wenn wir dort die sterilen Brackwasserzwerge von Fucus vesiculosus den nur wenig veränderten und fertil bleibenden Brackwasserformen von Polysiphonia nigrescens, Delesserien u. a. gegenüberstellten, so würde dem mit gewissen Einschränkungen, auf die wir noch zurückkommen, ökologisch etwa die Gegenüberstellung von Zostera marina und Ruppia rostellata entsprechen, da in ihnen, wie es scheint, ähnliche Abstufungsformen der Halobiose zum Ausdruck kommen.

b) Experimentelle Seesalzwirkungen.

So viel mit Meeresalgen experimentiert wurde, so wenig scheint man sich mit marinen Phanerogamen befaßt zu haben. Außer einigen Angaben über Kulturversuche (bezüglich Ruppia rostellata in Süßwasser vgl. Kirchner 1908) ist mir nichts bekannt geworden. Ich berichte daher im folgenden kurz über die Ergebnisse eigener Versuche, die teils am Finnischen Meerbusen, teils an der Nordsee, teils in Halle, hier größtenteils gemeinsam mit Dr. W. Brandrup, angestellt wurden (vgl. Montfort u. Brandrup 1927b).

Zu Versuchen dienten in List auf Sylt Zostera marina vom Wattenmeer und Myriophyllum spicatum nebst Batrachium Baudotti aus Brackwassertümpeln, in Halle vorwiegend Ruppia rostellata aus dem Solgraben von Artern.

Die Beobachtungen erstrecken sich auf die Entwicklung bei Aussüßung und stärkerer Versalzung des Standortswassers und auf die Abhängkeit der Bildung von Adventivwurzeln und des Wachstums von der Salzkonzentration. Lediglich orientierend wurde gelegentlich die Fähigkeit zur CO_2-Assimilation in verschiedenen Konzentrationen beobachtet.

Ergebnis: Man kann unter den nordischen marinen Phanerogamen drei Typen unterscheiden:

1. Zostera-,
2. Ruppia-,
3. Myriophyllum-Typus (zu dem als Brackwassertypus auch Potamogeton pectinatus und Batrachium Baudotii gehören).

Die Abstufung der Halobiose äußert sich schon im Ertragen extremer Konzentrationen nach beiden Richtungen und bei plötzlicher Änderung:

1. Zostera-Typus: Wattenmeerpflanzen sterben bei Übertragung in Süßwasser allmählich ab, ohne Adventivwurzeln zu bilden. Optimum für Bildung und Wachstum der Wurzeln bei mittleren Konzentrationen. Im Gegensatz zu Ruppia deutliche Schädigungen schon im Brackwasser.
2. Ruppia-Typus: Die Pflanzen passen sich in direktem Sprung aus 4%iger Sole sowohl an Süßwasser wie an doppelt konzentrierte Salzlösung an. Optimum der Wurzelbildung bei mittleren Konzentrationen.
3. Myriophyllum-Typus: Optimum der Wurzelbildung und des Wurzelwachstums bei einem Salzgehalt, der dem Standort entspricht (auf Sylt 0,4%). Anpassung an höhere Konzentrationen (¾ und $^1/_1$ Nordsee-

wasser) gelingt bei Myriophyllum mit Material aus ½ Seewasser in ¾ Seewasser unter Absterben der alten Blätter mit frisch gebildeten Trieben, in vollem Seewasser überhaupt nicht.

Die experimentellen Seesalzwirkungen bestätigen und erweitern also die ökologischen Schlüsse aus der geographischen Verteilung, wenn sie auch noch kein volles Verständnis für die horizontale Scheidung erlauben. Immerhin lassen sich aus ihnen Schlüsse ableiten, die auch für Ruppia manche eigenartigen Verhältnisse am Standort erklären könnten. Es sei nur an die Beobachtungen Woronichins (1926) an bittersalzigen Seen im Kaukasus erinnert, wo Ruppia offenbar eine erstaunliche Fähigkeit im Ertragen extremer Verhältnisse bekundet.

Künftige Versuche werden sich im Anschluß an die älteren von Jacobi (1899), Treboux (1904) und Pantanelli (1894) besonders mit der Assimilation in verschiedenen Konzentrationen und mit Material von bestimmtem Anpassungszustand zu beschäftigen haben. Auch hier wird der Übergang von der verdienstlichen rein physiologischen Fragestellung jener Autoren zur ökologischen Problemstellung interessante Aufschlüsse geben.

Schließlich sei noch gesagt, daß im Verhalten reinem NaCl gegenüber die so verschieden abgestufte Seesalzresistenz hier ebenso vollständig versagt, wie bei den marinen Algen. Dabei ist es an Ruppiawurzeln — genau wie oben von Asterwurzeln und von Tangen berichtet wurde — ganz ohne Belang, ob sie vor Einwirkung des Natriumchlorids in Leitungswasser oder in Arternsole aufgewachsen waren.

Es bedarf wohl kaum noch eines besonderen Hinweises auf die ökologische Übereinstimmung der Gesamterscheinungen der Halobiose der marinen Phanerogamen sowohl mit der Halobiose der marinen Algen, wie auch mit der der Landhalophyten. Zostera marina läßt sich mit Fug und Recht ebensowohl Salicornia wie Fucus vesiculosus an die Seite stellen.

5. Die Salzflechten der Meeresküsten[1]).

Jedem Seefahrer sind an den nordischen Küsten die schwarzen, gelben und grauen Zonen wenigstens physiognomisch bekannt, die die Felsen oberhalb der Tangzonen schon weithin gebändert erscheinen lassen.

1) Logisch hätte dieses Kapitel den Seesalzwirkungen bei Landpflanzen (S. 437) angegliedert werden sollen. Da jedoch Schimper unter den Landhalophyten nur die höheren Strandpflanzen im Sinn hat, und eine Trennung von diesen hier auch aus anderen Gründen erwünscht ist, sollen die Meeresflechten hier besonders besprochen werden.

Um so merkwürdiger ist es, das diese marinen und maritimen Flechtenzonen erst so spät untersucht wurden und ökologisch noch gänzliches Neuland darstellen. Noch erstaunlicher wird das bei Berücksichtigung der Tatsache, daß gerade diese Flechtenzonen neuerdings der allgemeinen Zoneneinteilung der halophytischen Strandvegetation zugrunde gelegt werden.

Die ökologische Forschung beschränkte sich bisher auf die rein geographischen und soziologischen Verhältnisse (hierüber vgl. besonders Sernander und Du Rietz). Die experimentellen Möglichkeiten sind noch nicht einmal erkannt worden. Selbst der grandiose Naturversuch, den uns die felsigen Meeresküsten im Norden wie im Süden vorführen, ist nicht im mindesten durch die vergleichende Methode ökologisch so ausgenutzt worden, wie wir das von den Algen gehört haben. Es bleibt mir daher nichts übrig, als das in Arbeit befindliche eigene Material und die vergleichenden Beobachtungen mehrerer skandinavischer Reisen zu einem vorläufigen Bild zu verarbeiten. Die Halobiose der Meeresflechten wird in einer besonderen Abhandlung demnächst eingehender untersucht werden.

a) Einteilung der Vertikalzonen und Stellung des submersen Gürtels.

Am besten sind wir unterrichtet über die Zonenbildung. Wenn auch nur Ansätze zu einer vergleichenden Betrachtung vorhanden sind, so liefern doch die grundlegenden Arbeiten von Warming (1906), Galloe (1908) und Sernander (1912), sowie die späteren von Knowles (1913), Häyrén (1914) und Du Rietz (1920, 1925) hinreichendes Material zur Beurteilung der Verteilung in vertikaler Richtung.

Nur über die eigentlich „marinen" Flechten gegenüber den „maritimen" und die Abgrenzung eines „submersen" Gürtels herrscht Unklarheit. Während Warming und die schwedischen Forscher die Flechten als Landorganismen erst mit der supralitoralen Zone beginnen lassen, unterscheidet schon Galloe auf Grund seiner Studien auf Bornholm einen ausgesprochenen „submersen" Gürtel, den er von dem nachfolgenden „Wellengürtel" abtrennt.

Da ich selbst an der lappländischen Eismeerküste (auf Sandstein und Gneis) wie in Norwegen und am Kattegat (Hallands Väderö auf Granit und Gneis) „marine" Flechten in der obersten litoralen Algenzone fand, die sich von den nachfolgenden supralitoralen wesentlich unterscheiden und zum Teil mit denen übereinstimmen, die von Knowles (1913) von den Urgesteinsfelsen an der irischen Küste zu einem „Belt of marine verrucarias" zusammengefaßt werden, möchte

ich glauben, die Anwesenheit eines solchen Gürtels, den man unter Umständen erst nach längerem Suchen bemerkt, und die Notwendigkeit seiner ökologischen Abtrennung vom bisherigen untersten Gürtel sei von Sernander und Du Rietz vielleicht übersehen bzw. unterschätzt worden.

Ich werde darin bestärkt durch die Angaben Sernanders (1912, S. 863) von den äußeren Schären bei Bergen. Er erwähnt dort unter dem supralitoralen Wellengürtel der Verrucaria maura-Zone in der litoralen Region 1. einen schmalen Pelvetiagürtel (10 cm) mit Pelvetia can., Litorina litoria und Hildenbrandia rosea. Darunter 2. den „Vesiculosus-Gürtel" (60 cm) mit Fucus ves. Dazwischen bis mindestens 40 cm unter der oberen Grenze dieses Gürtels Verrucaria maura.

Solche tiefsteigenden Thalli von V. Maura sind mir zwar ebenfalls bekannt; sollten aber in solchen Fällen nicht an der untersten Grenze doch noch „marine" Verrucarien aufgetreten sein? Künftig wird man hierauf besonders achten müssen.

Danach ergibt sich folgendes Schema, das jedenfalls für Atlantischen Ozean, Nordmeer und westliche Ostsee Gültigkeit hat:

I. Litorale Region.
   1. Gürtel der „marinen" Verrucarien in und über der obersten Phäophyceenzone, „submerser Gürtel".

II. Supralitorale Region.
   2. Wellengürtel:
      a) unten: Cyanophyceenzone,
      b) oben: Verrucaria maura-Zone.
   3. Spritzgürtel:
      a) unten: Caloplaca marina-Zone.
      b) oben: Xanthoria parietina-Zone.
   4. Grenzgürtel: sehr verschieden: häufig Rhizocarponarten.
   5. Windsalzgürtel: Ramalina scopulorum-Zone.

Es sei aber hervorgehoben, daß dieses Schema nicht in allen Zonen für jeden Standort paßt. Je nach Exposition zur Sonne und zur Brandung treten besonders in den untersten Gürteln starke Modifikationen auf.

An sehr exponierten Felsen können die „marinen" Flechten (sog. submerse Verrucarien-Vegetation) an der Grenze der Fucuceen völlig fehlen und dafür die Calothrixzonen der Cyanophyceen als sehr breite Brandungszonen entwickelt sein. In solchen Fällen schiebt sich dann häufig zwischen diese und die folgende „Maura-Zone" noch ein schmales Band von Lichina confinis ein. Auf die Erwähnung weiterer Modifikationen, die mir besonders von der schwedischen Westküste geläufig sind, sei hier verzichtet. Auch die Ausmaße der Zonen im Vertikalprofil wechseln begreiflicherweise sehr stark. Ich gebe zwei extreme Beispiele von Hallands Väderö (Kattegat); vgl. die Fig. 8, 9, 10, 11 und 12.

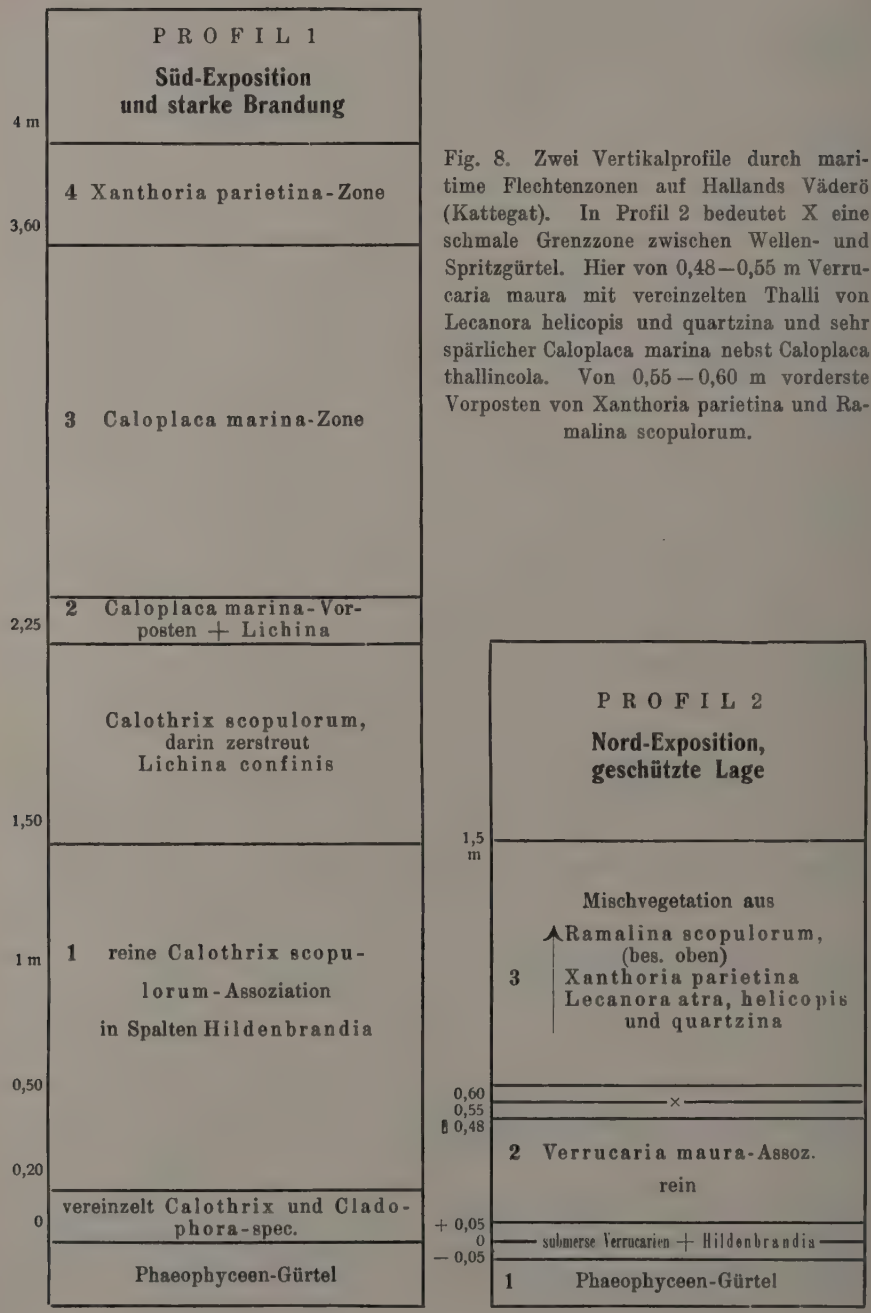


Fig. 8. Zwei Vertikalprofile durch maritime Flechtenzonen auf Hallands Väderö (Kattegat). In Profil 2 bedeutet X eine schmale Grenzzone zwischen Wellen- und Spritzgürtel. Hier von 0,48—0,55 m Verrucaria maura mit vereinzelten Thalli von Lecanora helicopis und quartzina und sehr spärlicher Caloplaca marina nebst Caloplaca thallincola. Von 0,55—0,60 m vorderste Vorposten von Xanthoria parietina und Ramalina scopulorum.

b) Vertikalzonen und Assoziationsgrenzen.

α) Abhängigkeit von Außenfaktoren.

In Fig. 8 zeigt das Profil links die Zonen an stark exponierter, rechts an geschützter Stelle. Beide liegen etwa 50 m auseinander bei gleicher Gesteinsbeschaffenheit, gleichem Salzgehalt, aber verschiedenem Licht (Profil 1: Südexposition, Profil 2: Nordexposition) und verschiedener Spritzwirkung.

Der Vergleich läßt die Bedeutung der Brandung und des Lichtes scharf hervortreten. An geeigneten Stellen kann man bei gleichem

Fig. 9. Maritime Flechtenzonen. Grenze des schwarzen Wellengürtels (Verrucaria maura) zum Spritzgürtel. Die Zahlen beziehen sich auf das Profil 2 der Fig. 8, das von dieser Stelle stammt.

Brandungsschutz den Einfluß des Lichtes auch allein studieren. Da zeigt sich nun eine Erscheinung, die in so scharfer Ausprägung bei den unterhalb anschließenden Litoralzonen der Braunalgen nicht anzutreffen ist. Es gibt nämlich Salzflechten, die zwar in bezug auf den Salzfaktor als euryhalin zu bezeichnen sind, sich dessen ungeachtet aber gleichzeitig in solcher Abhängigkeit von einem anderen Standortsfaktor befinden, daß ihr Auftreten an Orten von gleich günstigem oder verschiedenem Salzgehalt schon unter Ausschluß der Konkurrenz ledig-

lich von diesem anderen Faktor bestimmt wird. Ökologisch entscheidend ist für Verrucaria maura und Caloplaca marina, wie ich aus vielen vergleichenden Beobachtungen an skandinavischen Küsten schließen muß, in heterogenem Sinne ceteris paribus schon bei mäßigen Abstufungen der Exposition zur Sonne das Licht. Einige Beispiele sollen dies erläutern; sie entstammen meinen Beobachtungen in der Nähe der ökologischen Station auf Hallands Väderö.

1. Unmittelbar neben dem Block vom Profil 2 (Fig. 9) liegt ein anderer, der mit ihm einen spitzen Winkel bildet. Diesen „Blockwinkel" zeigt Fig. 10[1]). Da die

Fig. 10. „Blockwinkel" in der Wellen- und Spritzzone. Einfluß verschiedener Exposition auf die Flechtenzonen. Erklärung im Text.

Zonen des größeren Blockes genau nach Nord-Ost, die der zugekehrten Fläche des kleineren nach SO liegen, so sind die Beleuchtungsverhältnisse, die hier zu verschiedenen Tageszeiten vergleichend gemessen wurden, ziemlich verschieden.

Man sieht, daß die Maura-Zone bei Nordexposition viel weiter hinaufsteigt als bei SO-Exposition, wo sie von Caloplaca marina und Lecanora helicopis u. a. hinabgedrängt wird.

2. Auf dem in der Brandungszone liegenden und bei Sturm bespritzten 2 m hohem Block (vgl. Fig. 11 und 12) fehlt Verrucaria maura an der helleren WSW-Flanke völlig, bzw. verkriecht sich in dunkle Ritzen. Der größtenteils nackte Gneis

1) Vgl. dazu die Photos von Nordhagen (1920/21, S. 115), wo ganz ähnliche Verhältnisse von der Insel Utsire vorgeführt werden.

Fig. 11. 4 m hohe Sturm ausgesetzte Stirnwand auf Hallands Väderö mit Süd-Exposition. Verrucaria maura-Zone fehlt. Cyanophyceen-Zone (1) stark entwickelt. Die Zahlen beziehen sich auf das Profil 1 der Fig. 8, das von dieser Stelle stammt. Hinter dem brandunghemmenden Block greifen die Vertreter der Zonen 4 und 3 bei ausgeschalteter Konkurrenz von 1 und stark verminderter Spritzwirkung sehr tief herab.

Fig. 12. Antagonismus des Lichtbedürfnisses zwischen Verrucaria maura und Caloplaca marina (Erklärung im Text).

zeigt hier (1) nur zerstreute Caloplaca marina-Thalli. Auf der NNW-Flanke hingegen ist der Block fleckig schwarz von Verrucaria maura, und Caloplaca fehlt selbst dort (2), wo nackter Fels ihre Ansiedlung ermöglichte (vgl. Fig. 12).

3. In Fig. 13 folgt bei NO-Exposition über völlig deckender Verrucaria maura-Zone mit kurzer Mischzone unter Ausschaltung von Caloplaca marina die graue Lecanora-Zone.

Schon diese Beispiele zeigen, daß die Zonenbildung durch direkte Wirkung der Standortsfaktoren nicht minder beeinflußt wird, als durch lebhafte Konkurrenz. Wir haben uns damit noch näher zu befassen.

Fig. 13. Grenze zwischen schwarzem Wellen- und grauem Spritzgürtel (untere Spritzzone) bei NO-Exposition. Ausschaltung der lichtbedürftigen gelben Caloplaca-Zone.

β) Bedeutung der Konkurrenz.

Die Vegetation des Wellen- und Spritzgürtels besteht größtenteils aus Krustenflechten. Es gibt daher nur ein Nebeneinander, kein tolerantes Übereinander. Bietet nun der Standort mehreren Arten günstige Bedingungen, so muß eine heftige Konkurrenz eintreten. Mit welch brutalen Mitteln dabei vorgegangen wird, hat Bitter (1899) an anderen Krustenflechten und von anderem Standort anschaulich geschildert (vgl. auch Häyrén 1914, S. 46). In allen Zonen spielen sich solche Kämpfe ab, doch nicht überall und an jedem Standort in gleichem Maße. Ich

greife einige Fälle nach meinen Handstücken von der Eismeerküste und von Hallands Väderö heraus[1]):

1. Zone der marinen Verrucarien und Grenze gegen Verrucaria maura.

Auf Gneis aus dem obersten Litoral von Jakobself am Südvaranger (Eismeerküste) sieht man häufig folgende Schichtung: Hildenbrandia überkrustet von Verrucaria mucosa, diese selbst zerstreut bedeckt von Balanus und Muscheln, dazwischen Fucus spec. Tritt an der oberen Grenze dieser Zone Verrucaria maura hinzu, so überkrustet sie ihrerseits die Verrucaria mucosa.

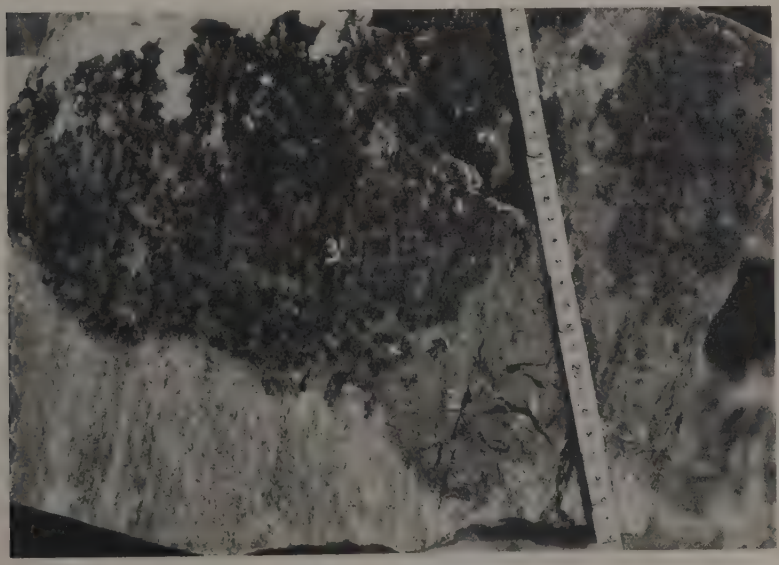


Fig. 14. Grenze zwischen „marinen" Verrucariaceen und Verrucaria maura (Erklärung im Text).

Dasselbe zeigen entsprechende Stücke vom Kattegat. Auf einem solchen stufen sich Hildenbrandia, marine Verrucarien und Verrucaria maura in der auf Fig. 14 ersichtlichen Weise ab.

Ein schmales und auf dem Lichtbild nicht hervortretendes Band von Hildenbrandia (1) ist unten von vegetationslosem Gestein (*) begrenzt, da der Block hier mit 0,5 mm schmalem Spalt an einen anderen anstieß. Ver. maura (3) greift an der unteren Grenze auf die „marinen" Ver. über (2). Der mitten in diesen liegende isolierte Thallus von Ver. maura (+) wächst am oberen und rechten Rand gleichfalls über die Umgebung hinaus, wird aber gleichzeitig an seinem unteren Rand von den konkurrierenden „marinen" Verwandten überdeckt.

---

1) Vgl. dazu auch Nordhagen, S. 119.

2. Grenze der Verrucaria maura-Zone und der Caloplaca marina-Zone.

(Wellengürtel gegen Spritzgürtel.)

An den beiden Flanken des „Blockwinkels“ (vgl. Fig. 10) ist die Wirkung im ganzen Spritzgürtel sehr verschieden, wie ein Vergleich der Fig. 16 und 10 deutlich zeigt. Ich gehe nur auf die untere Grenzzone ein.

An der NO-Wand (Fig. 10) sehen wir eine geschlossene schwarze „Maura-Decke“. An der Grenze treten in ihr vereinzelte hellgraue Thalli von Lecanora helicopis und graugrüne von L. quartzina auf. An der SO-Wand (Fig. 16) ist das Bild gerade umgekehrt. Die Maura-Decke ist an der Grenze zerschlitzt, nackter Granit sieht hervor und es kämpfen zerschlitzte Thalli von Verrucaria

Fig. 15. Grenze zwischen der Verrucaria maura-Zone und dem unteren Spritzgürtel bei SW-Exposition. Erklärung im Text.

maura in der ziemlich geschlossenen Decke einer Caloplaca marina-Lecanora-Zone. Auch sonst sieht man der Grenze des Wellen- und Spritzgürtels gelegentlich die von oben herabsteigende Lecanora prosechoidicea über die Thalli von Ver. maura hinauswachsen (vgl. Häyrén 1914, S. 44, 45).

γ) „Vorposten“ und Assoziationsgrenzen.

1. Bei lebhafter Konkurrenz.

Die Beispiele von Hallands Väderö zeigen, daß die Assoziationsgrenzen infolge der Konkurrenz anderer Arten relativ stark nach oben und unten verschiebbar sind. Dann ist es aber klar, daß die „Vorposten“ einer bestimmten Zone an der Grenze einander ökologisch

durchaus nicht immer äquivalent zu sein brauchen. Unter bestimmten Bedingungen kann ihre Begrenzung ja lediglich durch Verdrängung erreicht werden. Tatsächlich findet man auch in solchen Fällen einer starken Verschiebung der Grenzen die Thalli im übrigen morphologisch normal und man darf annehmen, daß sie auch physiologisch noch normal arbeiten.

Leider wissen wir absolut nichts über die Abhängigkeit der jüngsten Entwicklungsstadien der Hauptkämpfer an einer Zonengrenze von den Standortsfaktoren. Es ist aber anzunehmen, daß der „Entscheidungskampf" entweder schon bei der Keimung der Pilzsporen oder bei der Entwicklung der jungen Thalli stattfindet.

Bei den konkurrierenden Fucusarten, vesiculosus und serratus, sehen wir ja an der Grenze ganz ähnliche Verhältnisse. Dort wissen wir aber durch Knieps Versuche, daß es tatsächlich auf die Lage der Optima in frühesten Entwicklungsstadien ankommt.

2. Bei fehlender Konkurrenz.

Das Verdrängtwerden allein gibt keine hinreichende Auskunft über die ökologischen Ansprüche einer Flechte an bestimmte Faktoren und die Wirkungen dieser Faktoren an der tatsächlichen Grenze. Solange das Experiment noch aussteht, können am Standort nur isolierte, „Vorposten" Entscheidendes aussagen.

Häufig sind die vorgeschobenen „Vorposten" von geringerer Größe und steril. Das ist bei Lecanora atra aus dem Grenzgürtel gelegentlich zu beobachten, wenn sie zwischen Caloplaca marina in die Spritzzone hinabgreift (vgl. Häyrén 1914, S. 15) und ebenso (wenngleich weniger regelmäßig) bei Caloplaca marina im obersten Wellengürtel.

In anderen Fällen bleibt der Thallus zwar noch fertil, aber die zwischen den Fruchtkörpern liegenden Teile werden schließlich ganz zerstört. Das konnte ich am Eismeer wie am Kattegat gut bei Caloplaca marina erkennen. Genaueres hierüber soll später veröffentlicht werden. Gerade diese Dinge, die uns von allen Ergebnissen des großen Naturversuches über die Halobiose der Meeresflechten fast am meisten zu sagen haben, sind in ihrer Bedeutung bisher gänzlich unbeachtet geblieben.

c) Horizontale Verteilung und Wirkung der Aussüßung.

Natürlich werden sich im Vertikalprofil auf festem Fels, der nur von Flechten überzogen ist und fast keine wasserhaltigen Verwitterungs-

produkte enthält, die Salzkonzentrationen im „Substrat" der maritimen Flechten nicht in ähnlich scharfer Weise gegeneinander abstufen, wie etwa bei den phanerogamen Äquivalenten der gleichen Zonen, die man in Ritzen auf Verwitterungsprodukten antrifft (Aster tripolium, Armeria maritima u. a.), und worüber wir Lundegardh (1919, S. 18) einige Angaben aus der Caloplaca-Zone verdanken (vgl. auch 1925, S. 184, Anm. 2). Vielmehr wird die spezifische Seesalzwirkung von der Dauer und dem Rhythmus der Seewasserdurchtränkung der Thalli bestimmt werden. Wieweit dabei die Spritzer der Salzlösung in verschiedener Höhe des Profils lediglich als Quellmittel oder vorwiegend als Salzlieferanten in Frage kommen, ist noch gänzlich ungeklärt.

Klar ist aber, daß mit fortschreitendem Abstand von der Wasserlinie die periodische Aussüßung durch Regen ansteigen muß. Insoforn werden also ökologisch die Bedingungen doch wohl ganz ähnlich abgestuft sein, wie bei den phanerogamen Besiedlern der supralitoralen Zonen.

Wenn das richtig ist, dann sollte man annehmen, es müßten auch in horizontaler Richtung ähnliche Veränderungen in den Zonen auftreten beim Übergang von salzreichen zu salzarmen Meeresabschnitten, wie wir sie in den Gürteln der höheren Strandpflanzen finden und von den Litoralzonen der Algen kennengelernt haben.

α) Atlantischer Ozean und Ostsee; Vergleich mit phanerogamen Strandpflanzen.

1. Submerse Zonen.

Schon im Kattegat vermißt man in der auf Hallands Väderö und am Kullen anzutreffenden Zone der „marinen" Verrucarien, die für den freien Ozean so charakteristische Ver. mucosa. Nach Osten wird die Zone (mit sonst wesentlich gleicher Zusammensetzung wie in Norwegen, Island und Irland) nur von Bornholm noch erwähnt (Galloe 1906). Sie umfaßt hier Verrucaria halophila und Segestrella leptotera. Weiter östlich haben weder Du Rietz noch Häyrén etwas Entsprechendes wahrgenommen. Daß diese Arten schon auf Gotland und an den westlichen finnischen Schären gänzlich fehlen, ist sehr wahrscheinlich, müßte indes wohl genau geprüft werden.

2. Wellen- und Sturmgürtel.

Die Calothrixzone tritt selbst bei Helsingfors am Finnischen Meerbusen noch mit denselben Charakterarten C. scopulorum und Rivularia atra auf. Als ebenso euryhalin müssen Verrucaria

maura und Caloplaca marina nebst den meisten anderen Salzflechten angesprochen werden, die in Skärgård von Ekenäs (Finnischer Meerbusen östlich von Hangö) bei 0,5% Salzgehalt ihre Vertikalzonen noch ebenso scharf abgrenzen wie am Kattegat und an der norwegischen Westküste. Im ganzen jedoch sind die Zonen nicht so mächtig entwickelt. Auch treten mit fortschreitender Abnahme des Salzgehaltes weniger Arten auf (Häyrén 1914, S. 100).

Wie sich die Zonen auf Suursaari (Insel Hogland) und noch weiter innen im Finnischen Meerbusen bei sehr starker Aussüßung verhalten, ist leider unbekannt, auch konnte ich von Herrn Dr. Häyrén keine näheren Angaben hierüber erhalten. Nach Wainio (vgl. Häyrén, S. 105) treten in der stark ausgesüßten Bucht von Viborg neben Salzflechten vorwiegend Süßwasserflechten in den Strandzonen auf.

3. Oberster supramariner Meeresgürtel und Windsalzgürtel.

Hier ist der einzige auffällige Unterschied in den Vertikalzonen zu verzeichnen, der, wenn wir die Extreme Kattegat und Finnischer Meerbusen vergleichen, stark in die Augen fällt. Er ist daher auch von früheren Beobachtern (Häyren) bemerkt worden.

Die besonders am Kullen so überaus charakteristischen Bestände von Ramalina scopulorum, die in der Windsalzzone außerordentlich üppig entwickelt sind, verkümmern am Finnischen Meerbusen mit abnehmendem Salzgehalt des Meeres.

Bekanntlich läßt sich Seesalz in ziemlich erheblichem vertikalen und horizontalen Abstand von der Küste in der Luft nachweisen. Nun zeigen aber schon am Kattegat die Standorte von Ramalina scop. eine enge Abhängigkeit vom Meereswind: ihre üppigste Entwicklung erfahren sie an den ihm zugekehrten Flanken.

An sehr exponierten Felsen treten nach Frödin (1912) sogar noch mehrere 100 m vom Strand entfernt dünne Salzkrusten auf den Flechtenthallis auf. Auf Bornholm wie auf Kullen bleibt Ramalina an Standorten, die dem Meereswind schwer zugänglich sind, steril und verkümmert schließlich [1]).

Wenn auch die vergleichende Standortsanalyse in diesen Fällen noch sehr unvollkommen ist und die ausschlaggebende Wirkung des Salzwindes noch nicht mit absoluter Sicherheit hervortreten läßt, so darf man doch wohl annehmen, die in der östlichen Ostsee unverkennbare Verkümmerung der Ramalinazone sei ökologisch der Verkümmerung von Algen und Tieren im Litoral desselben Meeresabschnittes vergleichbar. Denn mit dem Meerwasser wird ja auch der Seesalzgehalt der Luft geringer sein, was schon Häyrén zur Erklärung anführt.

Berücksichtigt man nun, was oben über die Halobiose der Meeresalgen von der Veränderung in der Vegetation vom Kattegat zum Finnischen Meerbusen gesagt wurde, so bleibt die Sonderstellung der

1) Über die Windsalz-Frage bei Ramalina vgl. auch Nordhagen (1920/21, S. 127).

Flechten nicht verborgen. Sie wird aber noch verstärkt, sobald wir statt der Algen die phanerogamen Pflanzen heranziehen.

Obwohl hier die Zonen im ganzen noch erhalten bleiben, macht sich doch schon um Tvärminne herum (Skärgård von Ekenäs, östlich von Hangö) bei 0,6% Salzgehalt eine Auflösung bemerkbar. Die phanerogamen Vorposten wagen sich aus der oberen Spritzzone bereits in die Wellenzone, und ich fand in den mittleren Schären bei der Station Tvärminne schon in der Spritzzone eine Vermischung von Salz- und Nichtsalzpflanzen. An denselben Stellen zeigen die Meeresflechten noch ein ziemlich strenges Vertikalprofil.

Ich wüßte auch dem Auftreten des (wie ich feststellen konnte, physiologisch unversehrt bleibenden) Plantago major neben Aster tripolium in den Strandwiesen der oberen Wellenzone nichts irgendwie Vergleichbares aus den Flechtenzonen jenes Gebietes an die Seite zu stellen. Und wenn derselbe Plantago, der wahrscheinlich eine besondere Salzrasse darstellt, mit Lysimachia vulgaris, Erythräa litoralis und Sonchus maritimus bei hohem Wasserstand tagelang teilweise untergetaucht wird, ohne jedoch die früher von Nichtsalzpflanzen geschilderten Vergiftungserscheinungen oder enzymatischen Störungen der Blattprozesse zu erleiden, so bleibt es auffällig, daß sich niemals vergleichsweise eine Parmelia saxatilis, auch wenn sie Platz hätte, in die unteren Zonen hinabwagt.

Die Verminderung des Salzgehaltes scheint also am Finnischen Meerbusen auf die Flechten der oberen Zonen die bei normal konzentriertem Seewasser beobachtete direkt-ökologische Hemmungswirkung noch nicht verloren zu haben. Darin läge dann ein bedeutungsvoller physiologischer Gegensatz zu den höheren Standpflanzen.

β) Bemerkungen über die Abstufung der Halobiose bei Flechten und die Schwierigkeiten ihrer Ermittelung.

Umgekehrt ist der euryhaline Charakter der meisten Konstituenten der Salzzonen so stark ausgeprägt, daß bei ihnen ein Unterschied von 3,5% und 0,4% Salzgehalt des Spritzwassers kaum wahrnehmbar ist. Jedenfalls sind die Vertreter mit einem Salzminimum oberhalb von 0,4% bei den Flechten sehr viel weniger zahlreich als vergleichsweise bei den Algen.

Bezüglich der auffälligen Tatsache, daß die Flechten der oberen Spritzzone selbst im mittleren Finnischen Meerbusen noch ihre Scheu vor den unteren Zonen bewahren, kann man mangels genauer Beobachtungen freilich mit gleichem Recht schließen, für ihre Begrenzung sei nicht so sehr das Seesalz, als vielmehr die häufige Wasserdurchtränkung und zeitweilige Submersion ökologisch entscheidend. Hier klaffen empfindliche Lücken. Sie aufzudecken, gehört mit zu den Aufgaben dieser Studie.

Das Fehlen der meisten submersen „marinen" Flechten in der Ostsee könnte ja auch (in gänzlicher Unabhängigkeit von der Abnahme des Salzgehaltes) einfach auf dem Mangel des Ebbe-Flut-Rhythmus beruhen. Es ist durchaus denkbar, daß Verrucaria mucosa, Verrucaria striatula und die Arthopyrenien der atlantischen Küsten einen regelmäßigen Wechsel von Wasserbedeckung und vorübergehender „Trockenlegung" erfordern und deshalb in der Ostsee fehlen, wo Ver. maura, die auch längeres Trockenliegen offenbar gut aushält, noch gut entwickelt ist.

Umgekehrt scheinen einige „submerse" Verrucariaceen auch wochenlang andauernde Submersion noch auszuhalten. Das geht aus Spritztümpeln der unteren supralitoralen Zone auf Hallands Väderö hervor. Ver. maura fehlt hier in den betreffenden Horizonten auch ohne Konkurrenzwirkung völlig.

Nicht wesentlich anders als am Finnischen Meerbusen scheinen die Verhältnisse im Schärenhof von Stockholm zu liegen; denn nach Du Rietz (1925, S. 363) besteht zwischen der Vegetation der Salzflechtenzonen der äußeren Kahlschärenhöfe und der inneren Schären der Waldregion trotz des Unterschiedes im Salzgehalt, abgesehen von der Zusammendrängung der Zonen der inneren Region, kein auffälliger Gegensatz. Die Flechtenassoziationen einiger Gürtel, die Du Rietz (1920, S. 180) im Stockholmer Skärgård, auf der Insel Jungfrun, am Kattegat (Bohuslän) und an der norwegischen Westküste untersuchte, unterscheiden sich soziologisch sehr wenig voneinander.

„Dieselben Konstanten wie auf Jungfrun kehren mit verblüffender Sicherheit längs dieser riesigen Küstenstrecke in der Caloplaca marina-Assoziation, der Lecanora helicopis-Assoziation, den beiden Lecanora artra-Rhizocarpon constrictum-Assoziationen wieder, und wenn z. B. auch an der norwegischen Westküste einzelne in den Ostseekärgarden fehlende oder sehr seltene Arten eine mehr oder minder hervorragende Rolle spielen, so zeigen doch Probestücke von diesen Assoziationen, die ich von den entferntesten Küstenstrecken nach Hause mitgebracht habe, oft tatsächlich eine so große Ähnlichkeit, daß man ihren Ursprung, ohne ihn im voraus zu kennen, nach der Art der Zusammensetzung unmöglich bestimmen könnte" (Du Rietz 1920, S. 180). Immerhin bleibt die starke Verarmung der Zonen im Brackwasser bestehen, die uns in den Finnischen Schärenbegegnet ist.

Wenn eine solche Abnahme des Salzgehaltes für eine Veränderung der Zusammensetzung der Vertikalzonen verantwortlich zu machen ist, so war anzunehmen, diese würde sich auch an normalkonzentrierten Meeren in der Nähe von Bach- und Flußmündungen geltend machen; desgleichen in den obersten Strandtümpeln des Grenzgürtels und der Windsalzzone.

Leider sind aber die Verhältnisse in dieser Hinsicht meist zu kompliziert, als daß die Seesalzwirkung sich mit Sicherkeit erkennen ließe. So gelang mir eine Entscheidung der Frage trotz eifriger Bemühungen am Kattegat weder auf Hallands Väderö noch am Kullen, obwohl ich gerade auf den mächtig umbrandeten Klippen der NW-Spitze von Hallands Väderö an günstiger Stelle eine ganze Tümpelreihe in vertikaler Abstufung von der untersten Salzspritzzone bis zu den nur ganz ausnahmsweise bei heftigstem Sturm noch schwach bespritzten Regentümpeln der Windsalzzone untersuchen konnte.

Zwar war die Abstufung des Salzgehaltes stark genug ausgeprägt, um ihren Einfluß auf die Zonen zu äußern. Allein es traten in den obersten Tümpeln etwa von der Xanthoriazone ab neue Faktoren von solcher Wirksamkeit hinzu, daß der Bedingungskomplex im ganzen sehr verändert und die Analyse der Seesalzwirkung unmöglich wurde.

Regen wusch auf den geneigten Felsflächen Humusstoffe von den Aster-Armeria-Ritzen in die Tümpel, die zudem mit diesem Zufluß einen Auszug aus den oberhalb gelegenen Vogelexkrementen erhielten. So bildete sich ein von Flagellaten und niedrigen Grünalgen besiedeltes Medium, an dessen Oberfläche der felsige Tümpelrand weder eine Verrucaria-, noch eine Caloplaca- oder Lecanora helicopis-Zone ausgebildet hatte.

Wenn wir zum Vergleich ausgesprochene Vogelsitzplätze aus den unteren Zonen heranziehen, wo die Tümpel öfters mit Seewasser beschickt werden und trotz Zuflusses organischer Stoffe aus den Exkrementen die Zonen der Salzflechten noch deutlich ausgeprägt sind, möchte man im obigen Fall allerdings der Anreicherung an organischen Substanzen die geringere der starken Aussüßung die ausschlaggebende Rolle zuerkennen.

In dieser Auffassung wird man bestärkt durch Beobachtungen an Süßwassertümpeln und Seen mit felsigen Ufern und klarem reinem Wasser. Gleichgültig, ob sie sich in nächster Nähe der Meeresküste (aber außerhalb der Spritzwirkung) befinden, wohin der Wind die Flechtensporen leicht vertreiben kann, oder im Binnenlande, — stets vermißt man die Konstituenten der am Meer so auffälligen Zonen selbst dann, wenn die auch am Süßwasser vielfach beobachtete Zonenbildung unterbleibt oder so schwach entwickelt ist, daß marine und maritime Vertreter keinesfalls aus Konkurrenzgründen fehlen können!

Hier haben neue und eingehende vergleichende Beobachtungen unter geeigneteren Bedingungen einzusetzen, bevor die Frage entschieden werden kann. Das soll noch in diesem Frühjahr an der norwegischen Küste geschehen.

II. Bedeutung der Salzoptima und der ökologischen Valenz.

1. Salzspielraum und terminologische Analyse der Halobiose.

Seit Möbius unterscheidet man euryhaline und stenohaline Organismen. Ebenso wie stenotherme Tiere, d. h. solche, bei denen die Grenzwerte der Temperatur nahe benachbart sind, wärmeliebend oder kälteliebend sein können (Hesse 1924, S. 13), so auch streng genommen bei stenohalinen Organismen. Über das Salzoptimum ist damit eigentlich nichts ausgesagt. Man kann somit selbst extremhalophobe Pflanzen wegen ihres geringen Salzspielraumes der Salzgrenzwerte mit Fug und Recht, so paradox das klingen mag, zu den „Linksextremisten" der Reihe der „stenohalinen Pflanzen" rechnen. Denn am selben Ende der Abstufung der Bedingungen steht ja weder in der Natur noch in den Experimenten reines H_2O, vielmehr eine Salzlösung von freilich weitgehendem Verdünnungsgrad.

Entsprechend dem Temperaturspielraum der Steno- oder Eurythermen können wir also bei halobiontischen Organismen und selbst bei halobiontischen Organismen und selbst bei den stenohalinen Pflanzen im eben angedeuteten weitesten Sinne von dem „Salzspielraum" sprechen, den man entweder in Prozenten der Lösung oder in Atmosphären ausdrücken kann.

a) „Ausgesprochene" und „nichtausgesprochene" Halophyten.

Der Grad der Halobiose hat die Pflanzengeographen besonders bei den „Strandpflanzen" im engeren Sinne wenigstens bezüglich der Standortsbedingungen immer wieder beschäftigt. Die frühere Gleichsetzung von „Strandpflanzen" (inkl. Psammophyten) mit „Halophyten" veranlaßte neuerdings Stocker zu einer schärferen Begriffsbestimmung. Er möchte den Terminus „Halophyt" nur noch als „Ausdruck für die physiologische Anpassung einer Art an ein salzreiches[1]) Substrat vorbehalten" (1924, S. 294). Danach hält Stocker (1925) die Nordseehalophyten für „echte" Salzpflanzen, die Ostseehalophyten dagegen nicht, da er ihre Bodenlösung an einem genauer untersuchten Standort ungeahnt stark verdünnt fand.

In dieser Fassung liegt nun aber, wie mir scheint, trotz des dankbar begrüßten, erfreulichen Fortschrittes, den die Stockerschen Arbeiten bringen, eine ernste ökologische Gefahr. Wenn nämlich die physiologischen Beziehungen zu einem salzigen Substrat sich als „spezielle Anpassungen an den Salzgehalt des Bodens" äußern sollen (Stocker 1924, S. 299), dann ist es logisch sehr zweierlei, ob wir diese

1) Von mir gesperrt.

Anpassungen als solche der Begriffsbestimmung zugrunde legen, oder gewisse bodenkundliche Faktoren, nämlich die Höhe des Salzgehaltes als maßgebend ansehen, wie es Stocker tatsächlich tut.

Aber nicht nur logisch kommen wir hier ins Gedränge, schlimmer ist die Verwirrung in ökologischer Hinsicht. Man muß sich das einmal klar machen. Dazu mögen zwei Fragen dienen:

1. An welcher Stelle in der Abstufung der Salzkonzentrationen von der Nordsee bis zum Finnischen Meerbusen hört eigentlich das „salzreiche" Substrat auf?

2. Wie verhält es sich mit den „physiologischen Beziehungen" der auf salzärmeren, aber gleichwohl von Nichtsalzpflanzen noch immer gemiedenen Plätzen wachsenden Vertreter zum Salzgehalt des Bodens? Besitzen die etwa keine „physiologischen Anpassungen" an den Salzgehalt des Substrates?

Wenden wir die gekennzeichnete Betrachtungsweise konsequent an, so kommen wir leicht zu einer Argumentation, die Stocker selbst ganz gewiß energisch abgelehnt haben würde. Zeigt nämlich der Standort an einem bestimmten Meeresabschnitt nur einen sehr geringen Salzgehalt, der unter Umständen einer Knopschen Nährlösung gleichkommt, so vergißt man nur gar zu leicht, daß der zu bestimmter Zeit gefundene Salzgehalt über die physiologische Salzwirkung weder unter extremen Verhältnissen (Sturm, Überschwemmung), noch auf alle Entwicklungsstadien der Besiedler etwas auszusagen vermag. So wird man die physiologischen Beziehungen der Besiedler zum Substrat leicht übersehen, vielleicht sogar leugnen. Dies besonders dann, wenn die Untersuchung bestimmter und isoliert betrachteter Funktionen, wie Transpiration und Wasserhaushalt, „spezielle Anpassungen an den Salzgehalt des Bodens", wodurch sich seine Besiedler von Pflanzen des Süßwasserbodens hätten unterscheiden können, gänzlich vermissen lassen.

Arbeitete man also auf der einen Seite mit dem Salzgehalt, auf der anderen mit einem einzigen physiologischen Kriterium, dann würde es am Finnischen und Bottnischen Meerbusen überhaupt keine „Halophyten" im physiologischen Sinne mehr geben! Tatsächlich deckt aber eine vergleichende Betrachtung auf breiterer Basis und mit anderen physiologischen Mitteln auch dort — zum Teil noch an denselben Vertretern wie an der Nordsee! — ganz ausgesprochene physiologische Beziehungen zum Seesalz auf, wodurch sie sich als „echte" Halophyten grundsätzlich von „Süßwasser"-Pflanzen unterscheiden.

Wir kommen also auf diesem Wege nicht zur Aufdeckung der physiologischen Beziehungen halobiontischer Pflanzen zum Seesalz. Das gilt weder im methodologischen noch im ökologischen Sinne.

b) Salzpessimum und ökologische Valenz.

Der Spielraum eines Faktors, seine „Amplitude", wird von Hesse (1924, S. 17) in der Tierökologie als die „ökologische Valenz" bezeichnet. Da es, wie wir bei den halophoben Pflanzen nicht minder als bei den halophilen sehen, auch Fälle gibt, wo der „begrenzende Faktor" im Überschuß vorhanden ist, wenn er im Sinne des Gesetzes vom „Minimum" wirkt, so wollen wir allgemeiner vom „Pessimum" sprechen.

Führen wir diesen Begriff ein, so haben wir einen gemeinsamen Gesichtspunkt für die Beurteilung der Salzgrenzen gefunden, der für halophile und halophobe Pflanzen gleichermaßen verwertbar ist. Für Organismen des Meeres stellt ja die begrenzende niedrigste Salzkonzentration, ihr „Salzminimum", ökologisch dasselbe dar, wie umgekehrt für Süßwasserorganismen der obere Grenzwert als „Salzmaximum".

Zwar kennt man bei den allerwenigsten Pflanzen den Salzspielraum. Aber der physiologische Vergleich in den besprochenen Wachstumsversuchen an Keimpflanzen und Wurzeln, bei Land- und Meerespflanzen läßt doch die beiden ökologischen Typen scharf hervortreten.

Wir müssen danach unter den „Stenohalinen" (im weitesten Sinn) unterscheiden zwischen dem „halophoben" Typus mit extrem niedrigem Salzoptimum (und Maximum), der durch die normale Nichtsalzpflanze dargestellt wird (Pisum, Mais, Lepidium u. a.) und dem holophilen Typus mit hohem Salzoptimum (Fucus serratus, Salicorina).

Da nun aber in der Natur auch unter den „Euryhalinen" auf dem Lande nicht minder als im Wasser „halophobe" und „halophile" Typen auftreten, so zwingt uns die Mannigfaltigkeit der Erscheinungsform der Halobiose zu weiteren begrifflichen Scheidungen.

Man könnte den Typus mit engem Salzspielraum und hohem Optimum „Orthohalin" nennen, den mit weitem Spielraum und hohem Optimum „Mesohalin". Für die beiden Typen mit niedrigem Optimum müßten dann besondere Termini reserviert werden.

Um auszudrücken, daß zwischen Salzwasser- wie Süßwasserorganismen kein scharfer Strich zu ziehen ist, möchte Oltmanns (1923, S. 336) gleichwertig dem Möbiusschen Begriffspaar „stenohalin-euryhalin" auch die alte Fassung „obligate" und „fakultative" Salz- und ebensolche Süßwasserpflanzen gelten lassen. Auch Lans (1901) und Stocker verwenden diese gut eingebürgerten Begriffe. Für weitere terminologische Scheidungen vergleiche auf tierökologischem Gebiet die Abhandlung von Thienemann, worin „haloxene", „halophile" (1913) und „halobionte" Arten auseinander gehalten werden.

Wichtiger als solche Erörterungen ist die ökologische Bedeutung des Salzspielraumes. In dem bisher gebrauchten Sinne gilt er natürlich für die allgemeine Entwicklung und stellt lediglich die Resultante aus den Salzwirkungen auf eine ganze Reihe von Prozessen dar. Um ihn in seiner ökologischen Bedeutung erfassen zu können, müssen wir ihn für möglichst viele Einzelprozesse kennen lernen. Daß er für die Entwicklung der Sexualorgane im Wasser wesentlich begrenzter ist als für das Wachstum der vegetativen Organe, haben wir schon bei Fucus erfahren. Ebenso wichtig und unter Umständen ökologisch ausschlaggebend kann der Salzspielraum für die Be-

fruchtung und Keimung der Eier sein (Meeresalgen). Wir kommen gleich darauf zurück. Auch die Abhängigkeit der Elementarfunktionen (Atmung, Assimilation, Enzymtätigkeit) vom Salzfaktor kann bei Typen, die periodisch wechselnden Verhältnissen ausgesetzt sind, bedeutungsvoll werden.

Die Pessima des Salzfaktors können sowohl bei halophoben wie bei halophilen Pflanzen im Keimstadium einen wesentlich anderen Wert annehmen als bei voller Entwicklung. Es werden dann, ebenso wie bei Tieren, auch bei Pflanzen für die Besiedelung eines Standortes, in unserem Falle für die endgültige Anordnung der Zonen, die Stadien entscheidend sein, denen die geringste ökologische Valenz zukommt.

Betrachten wir von diesem Gesichtspunkt aus die experimentellen Erfahrungen über allgemeine Entwicklungsabhängigkeit und vergleichen sie mit dem Salzspielraum der Befruchtung und Keimung, so ist die grundlegende Wichtigkeit der Kniepschen Fucusarbeit von 1907 ganz offensichtlich.

Freilich stecken wir in allen diesen Fragen noch sehr in den Kinderschuhen. Da gerade sie aber in der sonst auch von zoologischer Seite aus anerkannten fortschrittlicheren Ökologie der Pflanzen bisher so vernachlässigt wurden, schien es mir am Platze, einmal den Stiel umzukehren und die Anregungen, die der Pflanzenökologe bei dem modernen Tierökologen finden kann, hervorzuheben. Probleme müssen ja, um gefördert zu werden, zuerst einmal klar erkannt und fest auf die Füße gestellt werden.

2. Pflanzengeographische und physiologische Äquivalenz in den Vertikalzonen.

In den letzten Jahren macht sich in der nordischen Literatur das erfreuliche Bestreben geltend, die am Meeresufer in bestimmter Weise gegliederte Halophytenvegetation unbekümmert um ihre Zugehörigkeit zu „Strandpflanzen", „maritimen Flechten" oder Algen in Vertikalzonen einzuteilen, deren Bezeichnung von den Dominanten der Flechtenzonen herrührt. Daß dies bisher in Deutschland nicht geschehen ist, liegt einfach daran, daß wir, abgesehen von Helgoland, keine Felsenküste besitzen. Denn auf dem vorherrschenden Sand- bzw. Kiesstrand oder den Marschwiesen sind die Bedingungen zu einer Vermengung der genannten Halophytengruppen sehr viel seltener und nie in solchem Ausmaße gegeben wie an den Küsten von Fennoscandia.

Doch zeigen uns die Verhältnisse im Brackwasser unter Umständen auch an unseren Küsten eine sehr interessante Vermengung von Halophyten aus verschiedenen Gruppen. Ich erinnere nur an den Breitling bei Rostock.

Wenn in den täglich von Flut überschwemmten Marschwiesen an der Nordsee und am Atlantischen Ozean (Nordamerika) verschiedene Algenassoziationen inmitten des „Glycerietum maritimae" angetroffen werden, so dürfen wir sie wohl pflanzengeographisch in der Parallelisierung der Vertikalzonen am besten dem oberen Litoral zurechnen.

Unter Berücksichtigung ihrer Lebensverhältnisse an der Nordsee wird man mit Sernander (1917, S. 124) auch Salicornia herbacea hier einordnen. Sie würde sich damit von allen nichtsubmersen phanerogamen „Strandpflanzen" unterscheiden, die sämtlich dem „Supralitoral" angehören. Daß eine Pflanze jedoch je nach den Standortsverhältnissen hier noch zum oberen Litoral, dort schon zum unteren Supralitoral gehören kann, ist verständlich und gerade bei Glyceria maritina häufig zu beobachten.

Der ökologische Pflanzengeograph wird natürlich, wie oben angedeutet, bei der Parallelisierung der Vertikalzonen aus der Verteilung Rückschlüsse auf die Abstufung der Halobiose machen. Es liegt ja der Schluß gar zu nahe, geographisch äquivalente Formen seien auch physiologisch äquivalent. Auch hier seien zwei Beispiele herausgegriffen, um die Gefahren solcher Betrachtungsweise zu kennzeichnen:

Warming spricht (1918, S. 418) von den Pflanzen, die an Küsten wachsen, „wo die Luft durchaus nicht trocken ist und der Boden wasserreich sein kann, zeitweise sogar vom Meere überspült wird (z. B. die Salicornia vegetation an den Küsten der Nordsee während der Flut, Cochlearia und Ligusticum [Haloscias] scoticum in den norwegischen Fjorden)".

Würde man aus der hier angedeuteten pflanzengeographischen Äquivalenz von Salicornia und Haloscias eine physiologische Äquivalenz ableiten, so wäre dies grundfalsch. Der Fehler liegt aber schon bei der geographischen Gegenüberstellung. Eine eingehende Untersuchung der Standorte in Norwegen zeigt nämlich, daß gerade Haloscias — sehr im Gegensatz zu den Cochleariaarten — dem obersten Supralitoral angehört. Ich habe sie an norwegischen Fjorden und an der Eismeerküste bei normalem Salzgehalt stets jenseits des obersten Walles der ausgeworfenen Fucusmassen, also in gleicher Höhe oder noch hinter der Mertensia maritima-Zone angetroffen, wo sie nur bei Sturmfluten erreicht wird und geographisch niemals der Salicornia, viel eher dem salzscheuen Elymus äquivalent ist. Wie verschieden tatsächlich die Seesalzwirkung bei Haloscias von der bei Salicornia sein muß, lehren (mangels physiologischer Versuche) die Stöcke, die ich an der lappländischen Eismeerküste gänzlich außer Bereich sogar des salzreichen Seewindes in Felsrinnen mit

erheblichem vertikalen und horizontalen Abstand von der Küste wachsend und blühend antraf (so an der Mündung des Jacobself am Süd-Varanger).

Da nun aber in diesem Beispiel der Fehler in der falschen Einordnung in die Vertikalzonen liegt, vermag es über die Berechtigung der genannten Schlußfolgerung auf physiologischer Äquivalenz noch nichts auszusagen.

Anders, wenn wir Salicornia einmal den submersen phanerogamen Halophyten, zum anderen gewissen Meeresalgen und maritimen Flechten an die Seite stellen. Es dürfte einleuchten, daß auch Zostera marina und Ruppia rostellata zum Litoral gehören. Und die obersten Vertreter der marinen Algen werden, wenn sie sich mit den untersten Zonen der Meeresflechten vermischen, diesen nicht minder als den Seegräsern geographisch äquivalent sein.

Die physiologische Untersuchung der Seesalzwirkungen scheidet jedoch Ruppia (vgl. oben S. 460) scharf von Salicornia und Zostera marina. Und aus vergleichenden Standortsbeobachtungen an Verrucaria mucosa aus dem „submersen" Flechtengürtel darf wohl auch auf eine Sonderstellung ihr gegenüber geschlossen werden. Sowohl der Salzspielraum wie auch die Lage der Kardinalpunkte dürften Ruppia von den anderen Meeresphanerogamen und von Verrucaria mucosa trennen. Erstere wenigstens verkümmern bei einer Salzkonzentration, die Ruppia im Experiment noch üppige Entwicklung und Fortpflanzung ermöglicht.

Man kann freilich die Sache auch so auffassen, daß pflanzengeographisch wirklich äquivalente Formen immer auch physiologisch äquivalent sein müßten, insofern ökologische Äquivalenz und Lage der Kardinalpunkte ja auch die Verteilung bestimmen. Wo dann eine Inkongruenz zwischen beiden gefunden wird, läge das eben an dem Fehler des ersten Beispiels.

Sehr instruktiv wäre in dieser Hinsicht die experimentelle Untersuchung der Mischvegetation im Breiling, da hier offensichtlich von zwei verschiedenen Seiten kommende, also heterogene Vorposten eine nur scheinbar ökologisch-homogene Vegetation erzeugen.

Wenn aber, wie es doch für manche Formen in sehr dicht besiedelten Zonen an Meeresfelsen sicher erwiesen ist, die tatsächliche Verteilung sekundär beeinflußt wird durch kräftige Konkurrenzwirkung, dann kann in ihr die physiologische Natur natürlich niemals rein zum Ausdruck kommen.

So glaube ich, es wird am besten sein, geographische und physiologische Äquivalenz bei der Parallelisierung der Zonen scharf auseinanderzuhalten.

3. Vergleichende Betrachtung der Salzempfindlichkeit physiologischer Funktionen und der Abstufung der Halobiose.

Schon bei der Behandlung der einzelnen Seesalzwirkungen haben wir gelegentlich vergleichende Überlegungen angestellt. Nun soll noch an der Hand einiger Kurven die Abstufung der Halobiose und die „Salzempfindlichkeit" einzelner Vorgänge bei holophoben Pflanzen, wie sie sich bei der vorliegenden Behandlung offenbaren, übersichtlich dargestellt werden. Daß nur so wenig Kurven vorliegen, drückt am deutlichsten aus, wie wenig wir der Sache mit der bisherigen Arbeitsweise auf den Grund gekommen sind.

Wir betrachten zunächst physiologische Funktionen und Zustände bei salzfeindlichen Pflanzen.

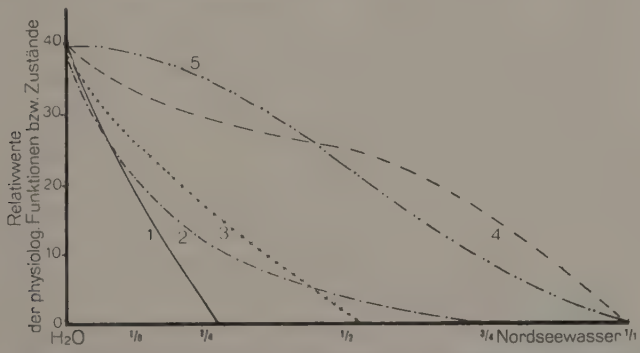


Fig. 16. Abhängigkeit physiologischer Prozesse bzw. Zustände in Blättern, Samen und Wurzeln von der Salzkonzentration der aufgesogenen bzw. umgebenden Lösungen bei halophoben Pflanzen. 1 = Stärkesynthese bei CO_2-Assimilation in Syringablättern. 2 = Stärkegehalt bei gehemmter Synthese in Syringablättern. 3 = Wurzelwachstum von Lepidium-Keimlingen. 4 = Keimprozente von Lepidium-Samen. 5 = Wurzelwachstum von Aster tripolium-Keimlingen (zum Vergleich).

a) Die Salzkurven einiger physiologischer Vorgänge bei halophoben Pflanzen.

In Fig. 16 ist die Salzabhängigkeit für die früher einzeln angegebenen Prozesse zusammengestellt. Da die Maße auf gleiche Wasserwerte bezogen wurden und diese überall das Optimum darstellen, strahlen sämtliche Kurven vom gleichen Punkt aus. Ihr verschiedener Verlauf nach Verlassen der optimalen H_2O-Sphäre und beim Eintritt in die abgestuften Seesalzlösungen kann als Maß dienen für die spezifische Salzreaktion der verschiedenen Prozesse.

Freilich wird der Verlauf jeder Kurve durch den Zeitfaktor, unter Umständen auch durch Außenfaktoren mitbestimmt. Auf die Bedeutung der Außenfaktoren kommen wir an Hand zweier Diagramme

über das Transpirationsgefälle $H_2O \rightarrow$ Sole noch zurück. Die Einwirkungsdauer der Lösungen war bei den einzelnen Prozessen sehr verschieden, und man könnte sagen, die Kurven seien darum nicht unmittelbar vergleichbar.

Nun darf man aber nicht vergessen, wie verschieden die Reaktionszeit bei den betrachteten Prozessen ist. Eine Salzwirkung, die sich bei enzymatischen Vorgängen in Mesophyllzellen schon nach 2 Stunden scharf fassen läßt, entspricht vielleicht einer Salzwachstumsreaktion der Wurzel nach mehreren Tagen. Immerhin sei bezüglich der Fig. 6 bemerkt, daß die Lepidiumkurve schon am 3. Tage wesentlich denselben Verlauf nimmt, wie er hier vom 14. Tag vorgeführt wird.

Wir können also wohl vorläufig ruhig vom Zeitfaktor absehen; es handelt sich ja um ein Reaktionsgefälle vom H_2O-Optimum zu den abgestuften Lösungen, das je nach dem Trägheitsgrad der Beeinflussung der betreffenden Funktion früher oder später sich einstellt, und das selbst in den Fällen, wo es sich mit der Zeit wesentlich verändert, zu jedem vernünftig ausgewählten Zeitpunkt eine wertvolle vergleichende Erkenntnis vermittelt.

Einen weiteren Mangel, der die vergleichende Betrachtung stört, könnte man darin erblicken, daß die verschiedenen Prozesse, abgesehen von Synthese und Hydrolyse der Stärke, nicht innerhalb derselben Spezies geprüft wurden. Ich muß zugeben, mangels solcher Versuche nichts Sicheres darüber aussagen zu können, ob die Salzwachstumskurve bei Syringa grundsätzlich mit der von Lepidium übereinstimmt. Wenn man aber die Zusammenstellung der Kurven in Fig. 6 vergleicht und berücksichtigt, daß die weitgehende Übereinstimmung auf der Zugehörigkeit der drei Versuchspflanzen zum halophoben Typus beruht, dann erscheint es angesichts der von uns ermittelten, gerade bei Syringa ungewöhnlich starken Salzvergiftung der Blätter ziemlich ausgeschlossen, den Wurzeln eine wesentlich andere Salzwachstumsreaktion beizulegen, als die des ausgesprochenen halophoben Typus. So gefährlich die früher in der Physiologie und deduktiven Ökologie üblichen Analogieschlüsse auch sind, — hier gründet sich der Schluß auf die Zugehörigkeit der Vergleichsobjekte zum selben ökologischen Typus der Salzfeindlichkeit und auf eine ganze Reihe experimenteller Tatsachen. Im übrigen dürfte es ja auch erlaubt, unter Umständen sogar förderlich sein, die Salz-Stärkesynthese-Reaktion in Syringablättern mit der Salzwachstums-Reaktion von Lepidiumwurzeln zu vergleichen. Es kommt nur auf den geistigen Rahmen an.

Sehen wir also einmal vom Zeitfaktor und von spezifischen Modifikationen verschiedener Versuchspflanzen ab, so darf man in der physiologischen Natur der Salzempfindlichkeit einer Pflanze bei verschiedenen Prozessen wohl unbedenklich starke und schwache Salzreaktionen unterscheiden. Deutlich hebt sich in Fig. 16 die Kurve 4 der Keimzahl von Lepidiumsamen durch ihre schwächere Neigung von den übrigen

Kurven ab. Während bei diesen unter dem Einfluß einer ¼ Lösung schon sehr starke Hemmungen vorliegen, beträgt die Hemmung bei der Keimung erst 12%. Auch ist aus Fig. 5 ersichtlich, daß die Kurve der Salzkeimungsreaktion weniger stark vom halobiontischen Typus abweicht als die der anderen untersuchten Prozesse.

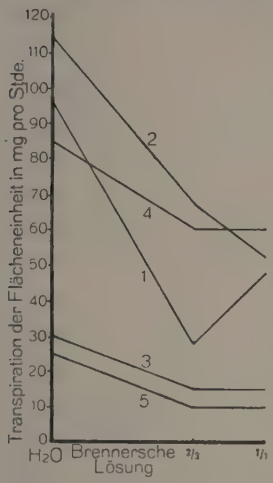


Fig. 17. Transpirationsgefälle zwischen einem H_2O, einem ⅔ und einem $^1/_1$ Seesalzlösung saugenden Sproß von Cornus suecica (mit 6 Blattpaaren) nach verschieden langer Einwirkung und in Abhängigkeit von der Beleuchtung (nach einer auf der Station Tvärminne in Finnland angestellten Versuchsreihe). 1 = nach 2 Stunden, Schatten. 2 = nach 6 Stunden, Mittagssonne. 3 = nach 12 Stunden, Dämmerung. 4 = Mittagssonne am 3. Tag. 5 = Dämmerung am 3. Tag.

Starke Salzreaktionen finden wir im Bereich der physiologischen Vorgänge in den Blättern und beim Wurzelwachstum. Eine Abstufung scheint insofern vorzuliegen, als die Synthese der Stärke das steilste Gefälle aufweist. Allein gerade hier werden die Verhältnisse durch allerhand Komplikationen sehr unübersichtlich. Da die aufgesogene Lösung auch die Stomata beeinflußt, könnte der steile Abfall der Synthesekurve wenigstens teilweise durch Entzug der CO_2 mitbedingt sein. Zwar findet man gerade bei Syringa unter dem Einfluß der Salzanreicherung im Blatt zunächst meist eine weitere Öffnung der Stomata als bei den H_2O-Blättern. Die Hemmungen der Synthese beruhen dann natürlich nicht auf physikalischem CO_2-Entzug. Wieweit sie auf physiologischer Inaktivierung der CO_2-Reduktion der Chloroplasten be-

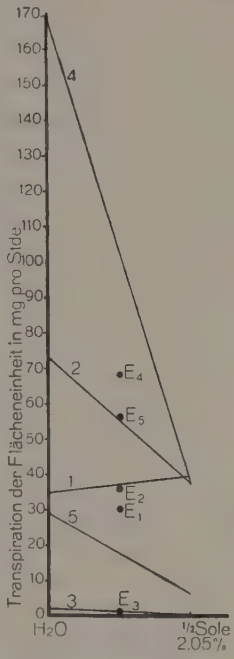


Fig. 18. Transpirationsgefälle zwischen einem H_2O und einem ½ Sole (Artern) saugenden Blattpaar von Syringa vulgaris nach verschieden langer Einwirkung der Lösung, bei verschiedener Beleuchtung und verschiedener Evaporation. Die Beziehung auf die Flächeneinheit gilt nur für die transpirierenden Blätter, nicht für die verdunstende Wasserfläche. 1 = nach 1 Stunde, trüber Himmel, Regen; dazu der Evaporationswert (E_1 = 30). 2 = nach 3 Stunden, Nachmittagssonne (E_2 = 36). 3 = nach 7 Stunden, starke Dämmerung und niedere Temperatur (E_3 = 1). 4 = nach 21 Stunden, Mittagssonne am 2. Tag (E_4 = 68). 5 = Schatten am Nachmittag des 2. Tages (E_5 = 56).

ruhen, bleibt unentschieden. Bei anderen Pflanzen (Coffea arabica und Cornus suecica) tritt aber regelmäßig bald eine Schließbewegung der Stomata ein. Ist sie vollständig, so kann das Ausbleiben der Stärkesynthese natürlich nicht als direkte Salzwirkung aufgefaßt werden. Künftige Versuche, die außer der Stärkebildung auch dem Spiel der Stomata und dem Gaswechsel mehr Aufmerksamkeit widmen, müssen Klarheit darüber schaffen, wieweit das steile Gefälle der Synthesekurve ausschließlich auf gehemmter CO_2-Zerlegung beruht.

Die Asterkurve (5) soll lediglich zeigen, worin die Übereinstimmung mit einem bestimmten Halophytentypus und das Trennende zu erblicken sind. Wir kommen noch darauf zurück.

Interessant ist die Abstufung der Salzwirkung, die sich in dem Transpirationsgefälle $H_2O \rightarrow$Lösung in einem Vergleich zwischen Syringa und Cornus suecica (Fig. 17 und 18) kundgibt. Die schon in der Salzfleckenvergiftung angetroffenen Unterschiede (Cornus sehr schwach, Syringa sehr stark) äußern sich auch in der Transpirationskurve. Zur Erläuterung sei noch bemerkt, daß $^2/_3$ Brennersche Lösung ungefähr dieselbe Konzentration besitzt wie $^1/_2$ Arternsole. Wenn von dem auch bei Cornus angetroffenen steilen Abfall der Kurve am 1. Tag abgesehen wird, erweisen die am 3. Tag noch in $^1/_1$ Lösung angetroffenen relativ hohen Werte eine größere Salzresistenz als bei Syringa, wo schon am 2. Tage in der Mittagssonne der Quotient $\frac{H_2O}{^1/_2 \text{ Sole}}$ 4,5, im Schatten am Nachmittag fast 5 beträgt. Bei Cornus beträgt der Quotient am 3. Tag selbst in $^1/_1$ Lösung (3,1%) in der Mittagssonne nur 1,4!

Selbstverständlich kann ohne genauere Analyse nichts über die Ursachen dieser Unterschiede ausgesagt werden.

Aus der Tatsache, daß man an stark salzfleckig-vergifteten Blättern von Syringa bei stark gehemmter Transpiration die Stomata trotzdem meist ziemlich weit offen antrifft, muß wohl auf starke Veränderung der Leitungswiderstände im Anschluß an die Vergiftung und Abtötung des Mesophylls geschlossen werden.

Die Syringakurven lassen auch die Abhängigkeit des Transpirationsgefälles von Licht und Sättigungsdefizit der Luft erkennen.

Es ist anzunehmen, daß bei weiteren Experimenten unter Berücksichtigung des Vorlebens und der Standortsverhältnisse eine ganze Reihe spezifischer Abstufungen des Salzgefälles für bestimmte physiologische Funktionen zutage treten werden. Auf einige hierher gehörige Erscheinungen habe ich schon früher aufmerksam gemacht (vgl. 1926, S. 502). Besonders aussichtsreich dürfte die Untersuchung halophiler Ökotypen sonst halophober Spezies sein, wie sie offenbar bei Plantago major und auch sonst wohl vorkommen. Die Ermittelung der Salzgefällekurven für möglichst viele physiologische Prozesse würde

gerade bei solchen ökologischen Zwischenformen das Verständnis der Halobiose und ihrer Abstufung sehr fördern.

b) Die Salzwachstumskurven bei phanerogamen Halophyten und bei Meeresalgen.

Streng genommen, erforderte die vergleichende Betrachtung eine derartige Gegenüberstellung der halobiontischen und nichthalobiontischen Pflanzen, daß der ökologische Gegensatz durch die Salzabhängigkeit möglichst vieler physiologischer Eigenschaften gekennzeichnet wird. Es ist nun für den Stand des Problems sehr bezeichnend, daß gerade bei den Halophyten in dieser Hinsicht selbst die einfachsten Beziehungen unbekannt oder doch höchst unsicher bekannt sind.

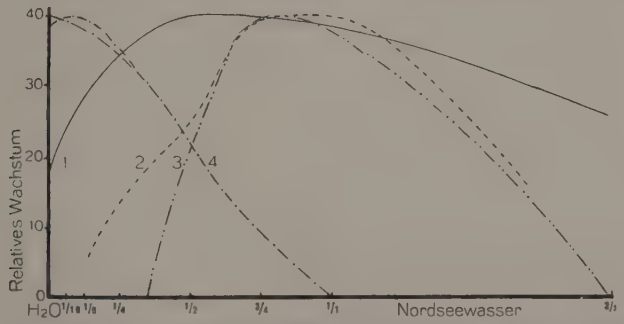


Fig. 19. Salzoptima und ökologische Valenz bei Meeresalgen und Strandpflanzen (Salzwachstumsreaktionen). 1 = Salicornia herbacea-Keimlinge. 2 = Fucus serratus-Keimlinge (nach den Ergebnissen von Kniep). 3 = Nitschia putrida (nach den Ergebnissen von O. Richter). 4 = Aster tripolium-Keimlinge.

Zwar hat man sich in älteren Versuchen an Meeresalgen bemüht, die Abhängigkeit der Stärkebildung und Assimilation von der Salzkonzentration und von einzelnen Salzen des Meerwassers zu studieren (vgl. Arber 1901). Allein erstens war dabei die ganze Fragestellung noch gänzlich unökologisch, zweitens die Durchführung der Versuche auch in rein physiologischer Hinsicht so unkritisch, daß unsere Erkenntnis der fraglichen Salzabhängigkeit anstatt geklärt zu werden, nur noch mehr verschleiert wurde. Das gilt, abgesehen von der Stärkesynthese, in den Versuchen Arbers ganz besonders für die Salz-Assimilationsreaktion, worauf übrigens schon Pantanellis kritische Bemerkungen (1904, S. 199) durchaus richtig hinweisen. Erst in den letzten Jahren ist der Gaswechsel mariner Organismen (Pflanzen und Tiere) mit exakten physiologischen Methoden in seiner Salzabhängigkeit geprüft worden. Da ich hierauf in einer besonderen Abhandlung

zurückkomme, sei hier nicht näher darauf eingegangen (vgl. z. B. die Versuche Warburgs an Seeigeleiern und Fromageots an Ulva lactuca). Aber auch hier befindet man sich vorerst noch im, freilich grundlegend wichtigen, rein physiologischen Stadium, und es erscheint verfrüht, Salzkurven für Atmung und Assimilation im natürlichen Seewasser aufzustellen. Künftige Studien versprechen im Anschluß an die neueren amerikanischen Arbeiten gerade hier eine reiche Ausbeute.

So dürfte es verständlich sein, wenn in der Fig. 19 nur Wachstumskurven dargestellt sind. Aber auch sie sind nicht gleich zu bewerten. Während die Aster-, Salicornia- und Fucus serratus-Kurven sich auf hinreichende experimentelle Daten stützen, kann die Nitschiakurve nur ein grobes Bild der Salzabhängigkeit dieser Meeresdiatomee nach den Kulturversuchen von O. Richter vermitteln. Es erschien

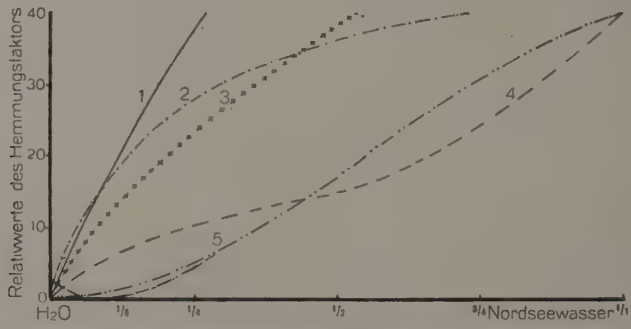


Fig. 20. Darstellung des „Hemmungsfaktors" physiologischer Funktionen bei Nichtsalzpflanzen in Abhängigkeit von der Salzkonzentration (Bezeichnungen wie in Fig. 16).

mir aber doch wichtig, ihre grundsätzliche Übereinstimmung mit der durch Knieps Versuche gesicherten Kurve der Fucus serratus-Keimlinge vor Augen zu führen. Es muß künftigen Studien überlassen bleiben, die Beziehungen zum Salzgehalt des Mediums bei möglichst vielen marinen Pflanzen und unter Berücksichtigung der verschiedensten ökologischen Standortsbedingungen exakter zu ermitteln.

Selbstverständlich hätten, wenigstens für eine halbschematische Darstellung, auf Grund von Kulturversuchen oder Naturbeobachtungen der ökologischen Valenz auch andere Beispiele von Meeresalgen herausgegriffen werden können. Ebenso wie ein Vergleich mit dem Verhalten mariner Tiere aus ökologisch äquivalenten Lebensräumen ganz lehrreich wäre. Die vier Kurven scheinen mir aber für die beabsichtigte Gegenüberstellung ausreichend zu sein, da sie wenigstens drei ökologische Abstufungen der Halobiose anschaulich machen.

Sinnfällig hebt sich zunächst die Asterkurve von den übrigen ab. Ihre Sonderstellung erfordert eine kurze Erörterung. Der Vergleich einmal mit den drei anderen Halophytenkurven, zum anderen mit den Salzwachstumskurven der Nichthalophyten (vgl. Fig. 16) erweist ihre ökologische Mittelstellung. Die Beziehungen nach beiden Seiten sind unverkennbar:

1. Mit Nichthalophyten teilt Aster das tiefliegende Optimum, das wenigstens unter bestimmten Bedingungen beim stärksten Verdünnungsgrad (Süßwasser) liegt.
2. Als Halophyt erweist sich Aster tripolium durch den besonders anfangs sehr langsamen Abfall der Kurve, der von einem Wachstumsprozeß bei einem Nichthalophyten bisher nicht nachgewiesen ist und auch kaum vorkommen dürfte.

Ob die modifikativen Verschiebungen des Salzoptimums, wie sie bei Asterkeimungen aus natürlichen Keimbetten unter dem Einfluß höherer Salzkonzentrationen vorkommen (vgl. Montfort und Brandrup 1927a), das Optimum so weit nach der Salzseite verschieben können, daß wenigstens phänotypisch eine Annäherung an den Salicorniatypus erreicht wird, müßte untersucht werden, erscheint aber recht zweifelhaft. Sollte nur eine geringe Verschiebung möglich sein, so läge wohl eine Annäherung an die äußersten Vorposten von der Gegenseite vor, z. B. an den früher erwähnten halophilen Ökotypus von Plantago major des Finnischen Meerbusens. Freilich ist dieser vorläufig nur nach dem Standort, wegen mangelnder Versuche aber noch nicht induktiv-ökologisch gekennzeichnet.

Die Tatsache jedoch, daß Aster tripolium, wie die Kurven der Fig. 19 zeigen, schon unter natürlichen Bedingungen leicht ein Optimum bei bestimmter, freilich sehr niedriger Salzkonzentration aufweist — also nicht unter allen Umständen bei Süßwasser —, deutet darauf hin, daß schon der erste Grad der Halobiose, also die niedrigste Abstufung, die bisher experimentell näher erfaßt wurde, bereits außerhalb der Schimperschen „Verbannungshypothese“ liegt. Daß es bei wirklich halobiontischen Pflanzen eine noch tiefere Stufe gibt, die mit einem strengen Süßwasseroptimum den von Schimper verallgemeinerten Typus darstellen würde, ist möglich, aber nicht ganz sicher. Vielleicht belehrt uns Boris Keller bald darüber.

Dem Astertypus gegenüber zeigen die drei anderen Halophytenkurven ein so stark nach der Salzseite hinüber verschobenes Optimum, daß der Schluß auf relativ starke genotypische Salzoptima nahe liegt. Trotz ungefähr gleicher Lage der Optima springen aber die

Unterschiede in der Breite sowohl des optimalen als auch des gesamten Salzbereiches in die Augen. Wir können durch sie also weitere Abstufungen der Halobiose kennzeichnen. Dabei gelangt man einmal zu der schon von der früheren Forschung durchgeführten Trennung des euryhalinen vom stenohalinen Typus, wie er in Fig. 19 durch Salicornia keimlinge gegenüber Nitschia oder Fucus serratus-Keimlingen gegeben ist. Weiterhin aber ist zu erwarten, daß ausgedehntere Studien auch bei gleicher ökologischer Amplitude noch Abstufungen nach der Breite und der Lage des Optimums entdecken werden. In allen diesen Fällen wären die Beziehungen zum Salzgehalt des Standorts aufzudecken.

Sucht man innerhalb der Meeresalgen nach Angehörigen der verschiedenen Abstufungstypen, so dürften nach der Hypothese Schimpers

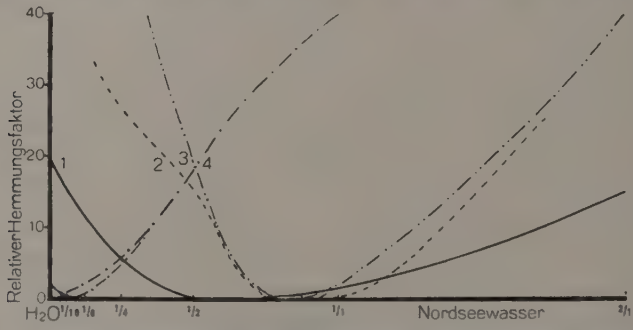


Fig. 21. Der „Hemmungsfaktor" der Entwicklung halobiontischer Pflanzen in Abhängigkeit von der Salzkonzentration bei verschiedener Abstufung der Halobiose. (Bezeichnungen wie in Fig. 19.)

keinerlei Formen angetroffen werden, deren Salzspielraum bis zur Süßwassergrenze reicht. Zwar erscheint es auch uns höchst unwahrscheinlich, daß es in diesem Bereich der Halobiose (bei marinen Algen) den soeben für Landhalophyten angenommenen untersten Abstufungsgrad mit strengem Süßwasseroptimum gibt. Ganz sicher aber werden Algentypen aufzufinden sein, deren Salzkurven wenigstens in den Grundzügen dem Aster tripolium-Typus folgen.

Sehen wir aber von der Lage des Optimums ab und betrachten bloß die vorläufig zugänglichere ökologische Amplitude, so muß vor allem an Enteromorpha intestinalis erinnert werden, deren natürlicher Salzspielraum an den skandinavischen Küsten von vollem Seewasser bis fast zum Süßwasser reicht und durchaus an die Amplitude stark euryhaliner Strandpflanzen erinnert.

Das Gegenextrem einer streng stenohalinen Alge würde dann etwa Caulerpa prolifera darstellen, die äußerst empfindlich ist gegenüber Aussüßung. Denn Prát (1924) sah bei direkter Übertragung aus $^1/_1$ Seewasser in Süßwasser schon nach 3—4 Minuten Vergiftungserscheinungen auftreten. Und selbst bei Übertragung in $^4/_5$ Seewasser, d. h. bei Zusatz von nur 20% Wasser, traten in den jungen „Assimilatoren" bereits Blasen im Plasma auf.

Daß aber die Salzkonzentrationen des Standortes durchaus nicht immer so extreme Aussüßungsempfindlichkeit bedingen müssen, geht aus meinen Beobachtungen an Ruppia rostellata hervor, bei der man selbst nach direkter Übertragung aus dem Standortswasser (4,2% Asternsole) in Leitungswasser unter günstigen Umständen tagelang fortdauernden physiologischen Blasenstrom der CO_2-Assimilation bekommen kann.

Zur Vervollständigung der Anschaulichkeit der besprochenen Beziehungen zur Seesalzkonzentration sei an der Hand der Fig. 20 und 21 noch auf eine andere Möglichkeit der Darstellung verwiesen. Wird diese, umgekehrt wie bei den Fig. 16 und 19, so gewählt, daß die H_2O-Maxima (Optima) der Nichthalophyten vom Nullwert abstrahlen anstatt vom Maximalwert (ebenso auch bei den Halophytenkurven), so stellen die (natürlich entsprechend verlaufenden) Kurven nicht die physiologischen Prozesse in ihrer Salzabhängigkeit dar, vielmehr den relativen „Hemmungsfaktor". An ihm sind natürlich die gleichen Erwägungen über Abstufung der Salzempfindlichkeit einzelner Vorgänge und der Halobiose anzuknüpfen. Vielleicht kann er sogar praktisch als Vergleichseinheit dienen. Wo die Optima auf der Salzseite liegen, finden wir dann natürlich beiderseits zwei Hemmungsgebiete.

Diese Betrachtungsweise hat den Vorzug, daß sie die physiologisch und kausalmechanisch ja sicher recht verschiedenen Einflüsse an beiden Extremen, einmal in der Nähe der Salzgrenze bei Nichthalophyten, zum anderen unter starker Aussüßung bei Halophyten, ökologisch unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringt. Natürlich gilt das nächste Ziel nach der Erlangung und vergleichenden Gegenüberstellung möglichst vieler Kurven des „Hemmungsfaktors" der Aufdeckung seines Wesens in physiologischer und physikalisch-chemischer Hinsicht. Unsere gänzliche Unkenntnis dieser Seite der Sache schließt aber, wie ich glaube, die Verwendung des „Hemmungsfaktors" als reziproken Wert der Salzabhängigkeit eines Prozesses nicht aus.

C. Schlußbetrachtungen.

So vielfältig auch die Bemühungen der letzten 15 Jahre gewesen sind, der Mannigfaltigkeit der ökologischen Erscheinungsform der Halobiose Herr zu werden, — noch immer stehen wir vor großen Lücken. Sollte das nicht zum Nachdenken darüber anregen, ob die angewendeten Forschungsmittel bei ihrer technischen Unantastbarkeit auch logisch richtig waren?

Niemand wird es bezweifeln: die isoliert-analytische Behandlung eines Teilproblems aus einem Komplex von Fragen birgt selbstverständlich die Möglichkeit einer ganz wesentlichen Vertiefung der Erkenntnis in sich. Die Erfolge solcher Arbeitsweise liegen zu offen zutage, als daß sie verkannt würden.

Allein, wer einige Jahre der analytischen Forschung gewidmet hat, wird, sofern er überhaupt zu solcher Selbstbesinnung gelangt, an sich selbst die Gefahren erkenntnistheoretischer Art verspürt haben, die unmerklich Gewalt über unser Denken gewinnen. Dann ist es wohl an der Zeit, einmal innezuhalten und nach dem eigentlichen Gesamtproblem zu suchen, das in der isolierten Analyse langsam wie in einem immer dichter werdenden Nebel Augen und Verstand entschwand.

Wie klein werden doch die Sonderfragen der Halobiose, die bei der bislang üblichen isoliert-analytischen Behandlung auch uns früher als Kernpunkte des Problems der Salzpflanzen erschienen, solange sie aus dem Zusammenhang der Erscheinungen im großen Lebensbereich der Halobiose willkürlich herausgerissen wurden. Wäre nur früher schon einmal eine Synthese angestrebt worden, die hier auf Grund neuer und von anderen Gesichtspunkten ausgehender vergleichend-analytischer Studien versucht wird, — es stände heute besser um unsere Erkenntnis.

Aus dieser festen Überzeugung leitet der Verfasser auch die Berechtigung zu diesem Versuch einer Synthese ab, dessen Mängel ihm freilich nicht verborgen sind. Einmal ermutigte das Entwicklungsstadium der analytischen Probleme, das durch die eigene Arbeit der letzten Jahre zum Teil schon in Wechselwirkung von Synthese und Analyse erreicht wurde, zu einem solchen Versuch. Zum anderen besteht die Aussicht, gerade durch eine Synthese nicht bloß Tatsachenlücken — wie bei der kompilatorischen Zusammenstellung —, vielmehr neue und wertvolle analytische Probleme aufzudecken, deren Lösung weniger unsere Kenntnisse erweitern, als unsere Erkenntnis vom Wesen der Halobiose fördern und der Forschung neue Wege erschließen sollen.

Soweit ich die ökologischen Probleme der Halobiose in ihrem nunmehr so stark erweiterten Rahmen überblicken kann, äußern sich ihre Lebenserscheinungen auf dem Lande und im Wasser bei Algen, Flechten und höheren Salzpflanzen im wesentlichen gleich. Angenommen aber, für manche als ungewöhnlich euryhalin erkannten Küstenflechten ergäbe sich in Zukunft eine aus dem allgemeinen Rahmen herausfallende ökologische Sonderstellung, — das dürfte uns kaum davon abhalten, die sämtlichen hier unter gemeinsamem Gesichtspunkt betrachteten Halophyten auch künftig vergleichend zu behandeln. Gerade die Verknüpfung der an ihnen bislang isoliert-analytisch betrachteten Fragen führt von der Synthese wieder zu neuen analytischen Problemen.

Da sind es, soweit ich die Sache übersehe, hauptsächlich vier Gruppen von Fragen, die sich als Aufgaben künftiger Forschung aufdrängen:

1. Das eingehende pflanzengeographische Studium der Zonen bei Aussüßung des Mediums unter Berücksichtigung der Konkurrenz.
2. Experimentelle Studien über die ökologische Valenz.
3. Physiologische Analyse der Seesalzresistenz.
4. Physiologische Analyse der Süßwasser-adaptierten Salzpflanzen und der Frage der „potentiellen Halobiose".

Zu 1. Für marine Algen sind die besten Unterlagen vorhanden. Man wird an die Arbeiten von Oltmanns (1893) und Porter (1894) anzuknüpfen haben. Während phanerogame Strandpflanzen an einigen Küsten- und Binnenlandsalzplätzen durch Priestley, Kolkwitz, Stocker und Keller bezüglich der Abhängigkeit vom Salzgehalt genauer untersucht sind, fehlt es aber gänzlich an Angaben über die Standortsverhältnisse der „Brackwasserzwerge", z. B. von Fucus, von sehr stark ausgesüßten Meeresabschnitten, insbesondere in der Nähe von Bach- und Flußmündungen. Für maritime Flechten sind sogar die Grundlagen zu beschaffen.

Zu 2. Die bisherigen Kulturversuche mit marinen Algen und einigen höheren Strandpflanzen sind auf alle Gruppen auszudehnen. Um aber nicht bloß Resultanten zu erhalten, müssen neben Wachstum und Entwicklung die Elementarfunktionen (Atmung, Assimilation, Enzymtätigkeit) in ihrer Abhängigkeit vom Seesalz untersucht werden. Auch wäre es wichtig, die Abhängigkeit der genotypischen Salzoptima von der modifikativen Prägung durch die speziellen Standortsbedingungen kennen zu lernen.

Die Bedeutung solcher Studien für das Verständnis der Zonenbildung am Standort und der Scheidung der Arten und Individuen,

sowie für die Beurteilung des Konkurrenzkampfes leuchtet ohne weiteres ein. „Der Konkurrenzkampf ist ja vor allen Dingen eine Frage der Lebensintensität, der Geschwindigkeit der Nahrungsbildung, des Wachstums und der Fortpflanzung, und es ist die Aufgabe der experimentellen Ökologie, das Verhalten dieser fundamentalen Lebenserscheinungen den Schwankungen der maßgebenden äußeren Faktoren gegenüber zu ergründen" (Lundegårdh 1925, S. 8).

Zu 3. Da die Seesalzresistenz, wie wir sahen, trotz überall gleichartig ausgeprägter NaCl-Vergiftung die Halophyten von den Nichthalophyten scheidet, wäre eine physiologische Analyse der Immunität zum besseren Verständnis des Gegensatzes sehr erwünscht.

Zu 4. Diese Frage ist von mir für Aster tripolium, wo sie ein besonderes theoretisches Interesse beansprucht, bereits in Angriff genommen. Es handelt sich darum, ob Süßwasser-adaptierte Individuen (oder Organe) bei verschiedenen Blattfunktionen und Wachstumsvorgängen physiologisch die Hemmungsfaktoren der Nichtsalzpflanzen zeigen oder ob sie „potentielle Halophyten" bleiben.

Ein Teil dieser Fragen läßt sich natürlich in den Universitätslaboratorien bearbeiten, ein anderer an den Biologischen Anstalten auf Helgoland oder Neapel. Kaum ein Platz aber dürfte gerade für umfassende Untersuchungen auf dem Gebiete der Halobiose so günstige Bedingungen bieten wie Lundegårdhs Ökologische Station auf Hallands Väderö, wo wenige Meter neben dem Laboratorium marine Algen, Seegräser, maritime Flechten und phanerogame Strandpflanzen zu vergleichenden Studien geradezu herausfordern. Welcher unschätzbare Vorteil für den Ökologen, wenn er z. B. bei der Untersuchung des Gaswechsels in seiner Abhängigkeit von Licht oder Salzkonzentration die Kammern unmittelbar neben dem Laboratorium am Standort der Tange oder Meeresflechten exponieren kann!

Auch das Arbeitsgebiet der Station würde eine wertvolle Erweiterung erfahren, wenn ihre Besucher neben den bislang ausschließlich bearbeiteten Fragen der Landpflanzen ihr Interesse künftig auch der marinen Vegetation zuwenden wollten. Nicht wenige Fragen der induktiven Ökologie der Meerespflanzen (auch außerhalb des Bereichs der Halobiose) würden sich auf Hallands Väderö, wenn die Einrichtung des Laboratoriums sich dem erweiterten Rahmen anpassen würde, sogar besser studieren lassen als auf Helgoland oder List (Sylt).

Daß von der vergleichenden Ökologie „biologische" Fragen auch sonst schon mit Erfolg in Angriff genommen wurden, ist bekannt.

Es sei nur an die Arbeiten von Lundegårdh und Stocker erinnert. Ein hervorragender Vertreter der Physiologie hat in seiner viel beachteten Programmschrift „Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage" mit Nachdruck betont, es handele sich hier um „eine eigene, sehr wichtige Angelegenheit der Physiologie" (Fitting 1921, S. 28, Anm. 1).

Dieser Auffassung wird man so lange beipflichten können, als damit kein Vorwurf gegen die Ökologie überhaupt verbunden ist. Wenn es aber dann unmittelbar weiter heißt, „daß es Aufgaben sind, die die Physiologie nicht der Pflanzengeographie oder Ökologie überlassen darf, wenn sie mit Erfolg bearbeitet werden sollen" [von mir gesperrt], so muß doch einmal scharf betont werden, daß die Ökologie während der letzten 10—12 Jahre den alten Rahmen einer „Lehre von den Anpassungen der Organismen", als die man sie immer noch einschränken möchte (vgl. Fitting 1921, S. 7 und Anm. 6), schon vor 1921 längst gesprengt hat. Auch glaubt der Verfasser dieser Abhandlung in mehreren seiner Arbeiten dargetan zu haben, daß gerade eine nur physiologische und nicht ökologisch durchdachte Art der kausalen Bearbeitung der Beziehungen zur Umwelt für manche Fragen geradezu verhängnisvoll geworden ist. Darum ist er auch der Meinung, man soll der aufstrebenden Ökologie in dem weiteren Sinne, wie er von ihren Vertretern heute nicht etwa terminologisch aufgefaßt, sondern durch ihre Arbeitsweise tatsächlich vorgeführt wird, keine Fesseln anlegen; wir Ökologen selber schütteln sie jedenfalls ab. Um nicht mißverstanden zu werden: Diese Ökologie verdankt der reinen Physiologie ganz außerordentlich viel! Wenn von uns gelegentlich auf die Gefahr der rein-physiologischen Untiefen der noch nicht ökologisch durchdachten Laboratoriumsversuche hingewiesen und die Notwendigkeit der Abkehr von solcher Arbeitsweise verfochten wurde, so erfordert es der Gerechtigkeitssinn, treulich und dankbar zu bekennen: Die Ökologie alten Stils hätte sich aus einer über die Achsel angesehenen rein teleologischen Behandlungsweise von Anpassungserscheinungen wohl kaum zu einer Morphologie und Physiologie umfassenden induktiven Wissenschaft der gesamten Beziehungen zwischen Organismen und ihrer natürlichen Umwelt entwickelt, wenn die reine Physiologie sie nicht eine Zeitlang gastfrei unter ihre Fittiche genommen hätte.

Das verpflichtet und spornt dazu an, den hier aufgedeckten, teilweise als beschämend empfundenen Mängeln in hingebungsvoller Arbeit abzuhelfen.

D. Kurzer Überblick der Arbeit und Zusammenfassung der Ergebnisse.

Es wird der Versuch unternommen, das von der isoliert-analytischen Arbeitsweise in den verschiedensten Bereichen der Halobiose zutage geförderte physiologisch-ökologische Material unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenzufassen und durch eine erstmalige synthetische Verarbeitung für die weitere analytische Forschung, deren Wege aufgedeckt werden, nutzbar zu machen.

1. Um ein besseres Verständnis für die Salzabhängigkeit der halobiontischen Pflanzen zu bekommen, wird eingehend der physiologische Unterschied in der Seesalzwirkung zwischen Halophyten und Nichthalophyten untersucht. Außer den in den früheren Versuchen (1926) geprüften Funktionen werden in neuen Versuchen andere physiologische Vorgänge an Blättern, Samen und Wurzeln studiert. Es werden Salzwachstumskurven aufgestellt und bei halophoben Pflanzen auch einige Versuche über die Salzabhängigkeit der Transpiration und CO_2-Assimilation mitgeteilt. Die dabei auftretenden Gefällkurven zeigen eine starke Abhängigkeit von Außenfaktoren. Bezüglich der Giftwirkung reiner NaCl-Lösungen wird gezeigt, daß sie trotz der Seesalzresistenz der Halophyten bei diesen ebenso stark ausgeprägt ist wie bei den salzfeindlichen Pflanzen.

2. Den Landhalophyten werden die Meereshalophyten gegenübergestellt. Besonders eingehend wird die Halobiose der Meeresalgen untersucht. Die vergleichend-ökologische Beurteilung der Brackwasservarianten und -Zwergformen führt zu einer Kritik der Oltmannsschen Auffassung und deckt eine Reihe von Fragen auf, deren Lösung das Verständnis der Halobiose der Meeresalgen sehr fördern würde.

3. Die phanerogamen Meerespflanzen (Seegräser) stimmen pflanzengeographisch bezüglich der halobiontischen Scheidung der Arten und der Individuen, die bei Meeresalgen so ausgeprägt ist, durchaus mit diesen überein. Aber auch die experimentellen Seesalzwirkungen, die zur Aufstellung verschiedener Abstufungstypen führen, erweisen die ökologische Gleichartigkeit der Gesamterscheinungen der Halobiose der marinen Phanerogamen sowohl mit der Halobiose der marinen Algen wie auch mit der der Landhalophyten.

4. Auf Grund vergleichender Studien an verschiedenen nordischen Meeren wird die ökologische Stellung der Salzflechten im allgemeinen Rahmen der Halobiose untersucht. Die Abhängigkeit der Vertikalzonen und Zonengrenzen an nordischen Meeresfelsen vom Salz-

faktor, von anderen Außenfaktoren und von Konkurrenzwirkungen deckt ähnliche Beziehungen zum Seesalz auf wie bei Algen und Phanerogamen, läßt indessen keinen Zweifel darüber, wie schwierig es — mangels physiologischer Versuche — rein pflanzengeographisch ist, selbst durch eingehende vergleichende Standortsbeobachtungen etwas Sicheres über den Abstufungsgrad der Halobiose maritimer Flechten und über den Salzspielraum auszusagen.

5. In einem zusammenfassenden Kapitel werden allgemeine Erörterungen über die Terminologie der Halobioseerscheinungen und über die Bedeutung der ökologischen Valenz des Salzfaktors angestellt. Die Gegenüberstellung der pflanzengeographischen und der physiologischen Äquivalenz bei der Parallelisierung der Vertikalzonen der supramarinen halophytischen Flechten- und Phanerogamenvegetation lehrt an der Hand von Beispielen, zu welchen Schlüssen man gelangen kann, wenn rein deduktiv und kritiklos eine physiologische Äquivalenz als bestimmter Abstufungsgrad der Halobiose aus der pflanzengeographischen Zonenäquivalenz abgeleitet wird.

6. Den Abschluß des Hauptteiles bildet an der Hand mehrerer graphischer Darstellungen eine vergleichende Betrachtung der Salzempfindlichkeit physiologischer Vorgänge bei halophoben Pflanzen und der Abstufung der Halobiose bei Salzpflanzen. Gleichgültig, ob starke oder schwache Salzreaktionen ausgesucht werden, — stets sind die Salzkurven der halophoben Pflanzen an dem strengen H_2O-Optimum und dem relativ raschen Abfall schon bei schwachen Konzentrationen zu erkennen. Im Gegensatz dazu erweist sich von mehreren aus allen Gruppen der halobiontischen Gewächse mit Ausnahme der Salzflechten entnommenen Abstufungsgraden selbst der niedrigste, der Astertypus, trotz seiner Mittelstellung noch deutlich im Bereich der Halobiose. Seine Beziehungen nach beiden Seiten hin werden erörtert.

Eine besondere graphische Darstellung bringt die Salzabhängigkeit der physiologischen Vorgänge durch den relativen Hemmungsfaktor zum Ausdruck, der als Maßstab der Halobiose dienen kann.

In der Schlußbetrachtung wird die Bedeutung einer synthetischen Behandlung des Problems im augenblicklichen Zustand für die weitere analytische Forschung gewürdigt und deren dringendste Fragen zusammengestellt. Eine kurze Auseinandersetzung mit der reinen Physiologie betont, daß es sich dabei um eine eigene, sehr wichtige Angelegenheit der modernen Ökologie handelt.

E. Angeführte Literatur.

1901. Arber, On the effects of salt upon the carbon-assimilation by Ulva latissima L. Ann. of Bot., **15,** 1901.
1905. Archizowski, Über die Zwergformen von Fucus vesiculosus. Act. hort. Petrop., **24,** 1905.
1871. Ascherson, Die geographische Verbreitung der Seegräser. Peterm. geogr. Mitt. 1871.
1907. Benecke, Über die Giftwirkung verschiedener Salze auf Spirogyra und ihre Entgiftung durch Kalziumsalze. Ber. d. D. Bot. Ges. **25,** 1907.
1882. Berthold, Die Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel **3,** 1882.
1899. Bitter, Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Jahrb. f. wiss. Bot. **33,** 1899.
1902. Börgesen, The marine Algae of the Faeroes. Botany of the Faeröes **2,** 1902.
1905. —, The Algae-Vegetation of the Faeroes coasts **3,** 1905.
1927a. Brandrup (s. Montfort).
1927b. — —.
1916. Brenner, Strandzoner i Nylands skargård. Bot. not. 1916. Lund.
1920. —, Über die Wirkung von Neutralsalzen auf die Säureresistenz, Permeabilität und Lebensdauer der Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Bes. **38,** 1920.
1888. Brick, Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandgewächse. Schriften d. naturf. Ges. z. Danzig, N. F. 7, 1888.
1905 Cavara, Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. Contrib. Biol. veget. **4,** 1905. Ref. i. Bot. Zentralbl. 1907, **104,** p. 547.
1912. Cotton, Marine Algae. Clare Island survey. **15.** Proc. Royal Irish Acad, **31,** 1912.
1921. Du Rietz, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abh. Upsala 1921.
1925a. —, Gotländische Vegetationsstudien. — Svensk växtsoc. Sälsk. Handl. II, 1925.
1925b. —. Die Hauptzüge der Vegetation der Insel Jungfrun. Svensk Bot. tidskr. **19,** 1925.
1925c. —. Die Hauptzüge der Vegetation des äußeren Schärenhofs von Stockholm. Ebenda.
1913. v. Faber, Über Transpiration und osmotischen Druck bei den Mangroven. Ber. d. D. Bot. Ges. **31,** 1913.
1923. —, Zur Physiologie der Mangroven. Ebenda **41,** 1923.
1911. Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Ein Beitrag zur ökologischen Pflanzengeographie. Zeitschr. f. Bot. **3,** 1911.
1921. —, Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. Jena 1921.
1926. —, Die ökologische Morphologie im Lichte neuerer physiologischer und pflanzengeographischer Forschungen. Jena 1926.
1924. Fromageot, Sur les relations entre l'état physico-chimique et le fonctionnement du protoplasma. Photosynthèse et respiration. Bull. Soc. Chim. biol. **6,** 1924.

1912. Frödin, Tvenne västskandinaviska klimatfaktorer och deras växtgeografiska betydelse. Ark. för. bot. **11,** 1912.

1908. Galloe, Danske Likernes Ökologi. Bot. Tiedskr. **28,** 1908.

1920. Geßner, Die osmotischen Druckverhältnisse der Dünen- und Strandpflanzen der Nordsee bei verschiedener Substratkonzentration. Diss. Freiburg (Br.), 1920.

1874. Gobi, Die Rottange des Finnischen Meerbusens. Mém. de l'Acad. Imp. de Sc. de St. Petérsbourg. 7. Sér. **21,** 1874.

1878. —, Die Brauntange des Finnischen Meerbusens. Ebenda **24,** 1878.

1904. Gomont, Sur la végétation de quelques sources d'eau douces sous-marines de la Seine-Inferieure. Bull. Soc. Bot. de France **51,** 1904.

1904. Halket, The effect of Salt on the Growth of Salicornia. Ann. of Bot. **29,** 1904.

1910. Hansteen-Cranner, Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen I, II. Jahrb. f. wiss. Bot. **47,** 1910.

1914. —, Dasselbe III. Ebenda, **53,** 1914.

1926. Hayeck, Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin 1926.

1914. Häyrén, Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. Act. Soc. p. Fauna et Flora Fennica **39,** Nr. 1, 1914.

1924. Hesse, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924.

1921. Holmgren, V., Bot. Notiser. 1921, Lund.

1924. Huber, Die Bedeutung des Wasserhaushaltes der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **64,** 1924.

1899. Jacobi, Einfluß verschiedener Substanzen auf die Atmung und Assimilation submerser Pflanzen. Flora 1899.

1922. Iljin, Physiologischer Pflanzenschutz gegen schädliche Wirkung von Salzen. Biochem. Zeitschr. **132,** 1922.

1923. —, Über verschiedene Salzbeständigkeit der Pflanzen. Sitz.-Ber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss. Kl. II, 1923.

1925. Keller, Halophyten- und Xerophytenstudien. Journ. of Ecology. **13,** 1925.

1925. —, Die Vegetation der russischen Halbwüsten. Zeitschr. f. Bot. **17,** 1925.

1908. Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, I. Bd., 1. Abt. Stuttgart 1908.

1877. Kjellmann, Über die Algenvegetation des Murmannschen Meeres an der Westküste von Novaja Semlia und Wajgatsch. Nova Acta reg. soc. Upsala. 1877, Jubelband.

1874. Kleen, Om Nordlandens högre Ilafsalger. Kgl. sv. Vetensk. Akad. Förh. Stockholm, No. 9, 1874.

1907. Kniep, Beiträge zur Keimungsphysiologie und Biologie von Fucus vesiculosus. Jahrb. f. wiss. Bot. **44,** 1907.

1925. —, Über Fucus-Bastarde. Flora. **118/119,** 1925.

1913. Knowles, The marine and maritime lichens of Howth. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. **14,** 1913. Ref. im Journ. of Ecology **2,** 1914.

1917. Kolkwitz, Schiemenz, Thumm, Berichte d. K. Landesanstalt für Wasserhygiene im Bereich des Flutkanals der Unstrut usw. Mitt. d. K. Landesanst. f. Wasserhyg., Heft 22, 1917.

1917. Kylin, Über die Kälteresistenz der Meeresalgen. Ber. d. D. Bot. Ges. **35,** 1917.

1901. Lans, Die Halophytenflora des südlichen Mährens und ihre Beziehungen zur Flora der Nachbargebiete. Mitt. d. Komm. z. naturw. Durchforsch. Mährens, Bot. Abt., Nr. 3, Brünn 1901.

1919. Lundegårdh, Ekologiska och fysiologiska studier på Hallands Väderö. I och II. Bot. Not. 1918, H. 6, 1919, H. 1.

1924. —, Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924.

1925. —, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925.

1920. Montfort, Physiologische Grundlegung einer Guttationsmethode zur relativen Prüfung zur Wasseraufnahme. Jahrb. f. wiss. Bot. **59,** 1920.

1922. —, Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Zeitschrift f. Bot. **14,** 1922.

1926. —, Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen I. Einfluß ausgeglichener Salzlösungen auf Mesophyll und Schließzellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **65,** 1926.

1927a. Montfort und Brandrup, Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen II. Ökologische Studien über Keimung und erste Entwicklung bei Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. **66,** 1927 (im Druck).

1927b. —, Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen III. Die Salzwachstumsreaktion der Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. **66,** 1927 (im Druck).

1892. Noll, Über die Kultur der Meeresalgen in Aquarien. Flora **75,** 1892.

1920/21. Nordhagen, Vegetationsstadien auf der Insel Utsive im westlichen Norwegen. Bergens Mus. Aarbok 1920—21. Nat. Raekke, Nr. 1.

1892. Oltmanns, Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. **28,** 1892.

1893. Oltmanns, Notizen über die Algenflora bei Warnemünde. Arch. d. Freund. d. Naturgesch. in Mecklenburg **47,** 1893.

1905. —, Morphologie und Biologie der Algen. II. Bd. 1. Aufl. Jena 1905.

1923. —, Dasselbe. 2. Aufl., 3. Bd. Jena 1923.

1906. Osterhout, On the importance of physiologically balanced solutions for plants. I. Marine plants. Bot. Gaz. **42,** 1906.

1907. —, II. Fresh Water and terrestrial plants. Ebenda **44,** 1907.

1908. —, Extreme toxicity of sodium chloride and its prevention by other salts. Journ. of Biolog. Chimistry **1,** 1908, No. 4 u. 5.

1912. —, Changes in permeability producet by electrolytes. Science **35, 36.**

1904. Pantanelli, Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **39,** 1904.

1912. Peklo, Beiträge zur Ernährungsphysiologie einiger Halophyten des Adriatischen Meeres. Österr. Bot. Zeitschr. **62,** 1912.

1922. Poma, L'Influence de la salinité de l'eau sur la germination et la croissance des plantes halophytes. Bull. Acad. Roy. de Belgique. Cl. d. Sc. **8,** 1922.

1894. Porter, Die Abhängigkeit der Breitlings- und Unterwarnowflora vom Wechsel des Salzgehalts. Diss. 1894, Rostock.

1924. Prát, Some observations on Caulerpa prolifera. Stud. Plant. physiol. Labor. Univ. Praque 1924.

1911. Priestley, The pelofilous formation of the left bank of the Severn estuary. Bristol. Nat. Soc. Proc. **8,** Part 1, 1911.

1892. Richter, A., Über die Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen. Flora **75,** 1892.
1906. Richter, O., Zur Physiologie der Diatomeen. Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 115, **1,** 1906.
1903. Ricôme, Influence du chlorure de sodium sur la transpiration et l'absorption de l'eau chez des végétaux. Compt. rend. Acad. d. sc. Paris **137,** 1903.
1915. Ruhland, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. **55,** 1915.
1907a. Sauvageau, Sur deux Fucus vivant sur la sable. Compt. rend. des scéances de la Soc. d. Biol. 1907.
1907b. —, Sur un Fucus qui vit sur la vase. Ebenda.
1898. Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
1912. Sernander, Studier över lavarnes biologi I. Nitrofila lavar. Svensk Bot. Tidskr. **6,** 1912.
1917. —, De nordeuropaeisca havens växtregioner. Ebenda **11,** 1917.
1924. Stocker, Beiträge zum Halophytenproblem I. Ökolog. Untersuchungen an Strand- und Dünenpflanzen des Darss (Vorpommern). Zeitschr. f. Bot. **16,** 1924.
1925 —, Beiträge zum Halophytenproblem II. Standort und Transpiration der Nordsee-Halophyten. Ebenda **17,** 1926.
1911. Stomps, Études topographiques sur la variabilité des Fucus vesiculosus L., platycarpus Thur., et ceanoides L. Rec. Inst. Léo Errera. Bruxelles 8, 1911.
1901. Svedelius, Studier öfver Östersjöns Hafsalgflora. Akad. Abh. Upsala 1901.
1904. Techet, Verhalten einiger mariner Algen bei Änderung des Salzgehaltes. Österr. bot. Zeitschr. **54,** 1904.
1906. —, Über die marine Vegetation des Triester Golfes. Abh. d. K. K. zool.-bot. Ges. Wien **3,** 1906.
1913. Thienemann, Die Salzwassertierwelt Westfalens. Verh. d. D. zool. Ges. 1913.
1904. Treboux. Einige stoffliche Einflüsse auf die Kohlensäureassimilation bei submersen Pflanzen. Flora **92,** 1904.
1922. Turesson, The genotypical response of the plant species to the habitat, Hereditas **3,** 1922.
1925. —, The plant species in relation to habitat and climate, Hereditas **6,** 1925.
1925. Vallin, H., Dissertation Lund 1925.
1908. Warburg, Zeitschr. f. physiologische Chemie **57,** 1908.
1909. —, Ebenda **60,** 1909.
1906. Warming, Dansk planteväkst I. Strandvegetationen. Kjöbenhavn og Kristiania 1906.
1918. Warming-Gräbner, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl., Berlin 1918.
1926. Woronichin, Zur Biologie der bittersalzigen Seen in der Umgebung von Pjatigorsk (nördl. Kaukasus). Archiv f. Hydrobiologie **17,** 1926.

Eingegangene Literatur.

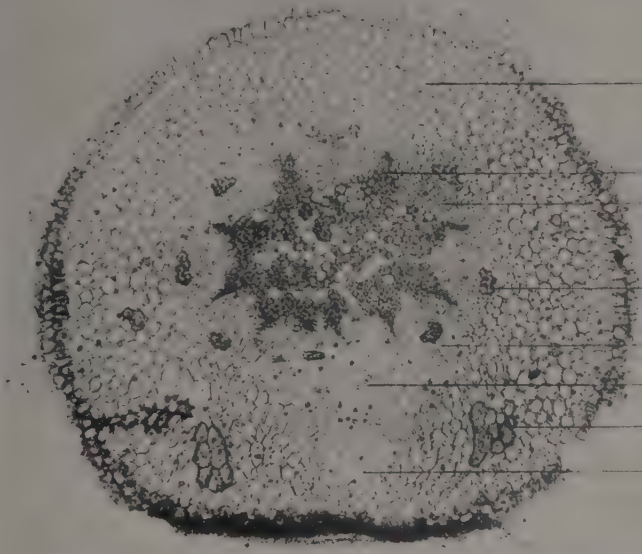
Imk. Eriksson, Die Pilzkrankheiten der landwirtschaftlichen Kulturgewächse. I. Teil, zweite Aufl., Francksche Verlagsbuchhandl. Stuttgart. Preis geh. 8 M., geb. 10 M.

A. Ziegler und P. Branscheidt, Pollenphysiolog. Untersuchungen an Kern- und Steinobstsorten in Bayern und ihre Bedeutung für den Obstbau. Verlag von Paul Parey, Berlin. Preis 7,50 M.

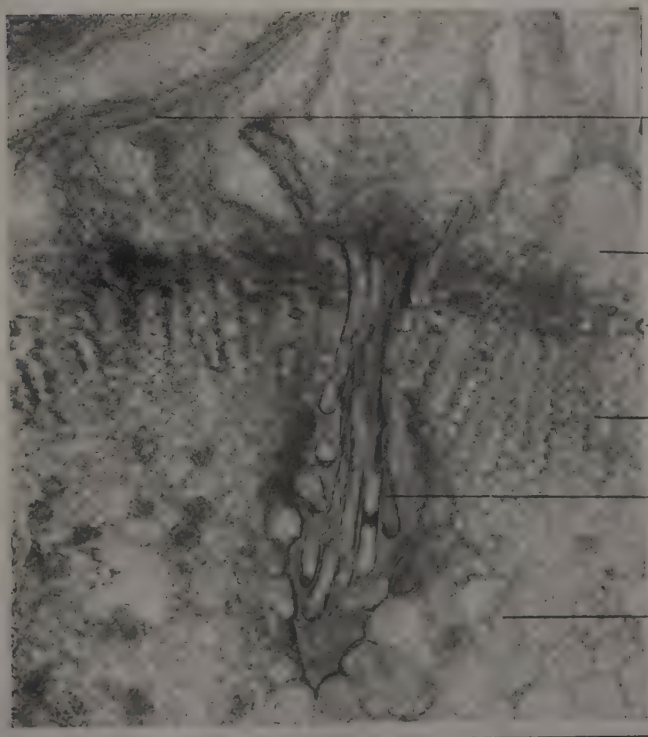
Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Taf. V

11



12

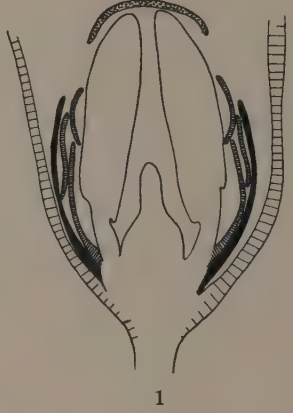


H. Heil mikrophot.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

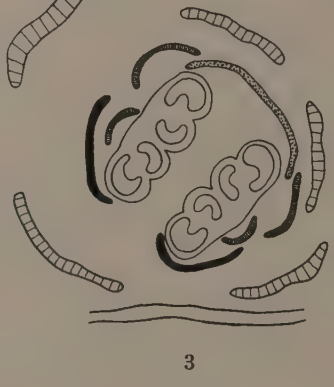
H. Heil gez.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA



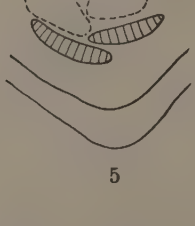
1

2

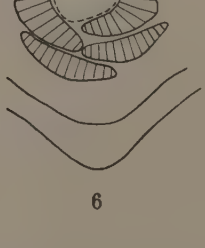


3

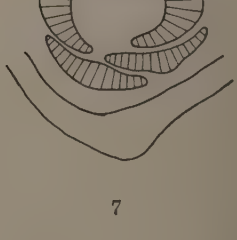
4



5



6

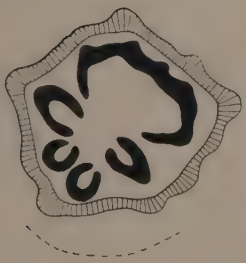


7

8

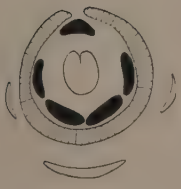
9

12



10

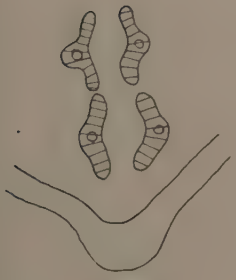
11



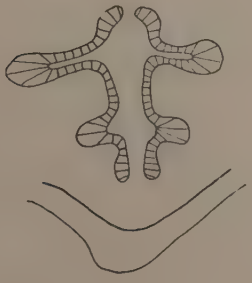
13

14

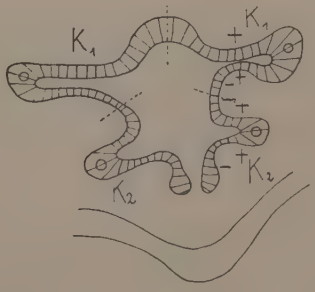
15



16

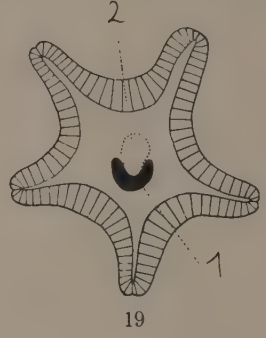


17

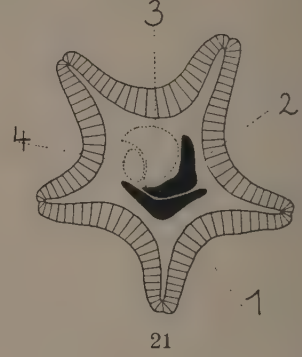


18

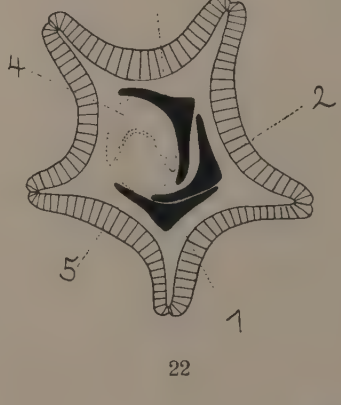
scher in Jena.



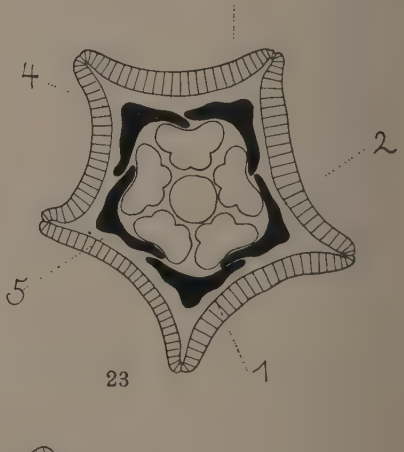
19



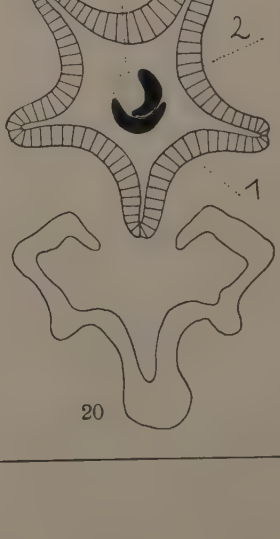
21



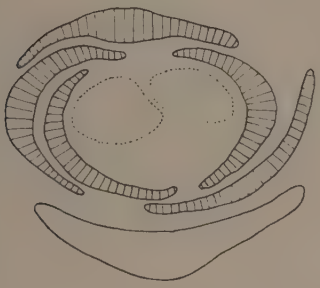
22



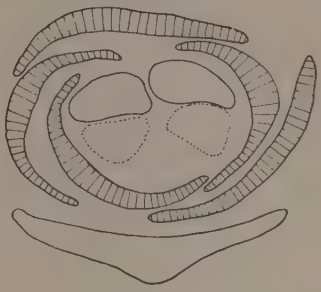
23



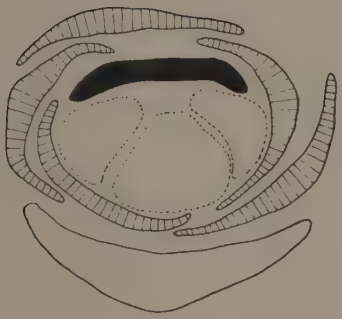
20



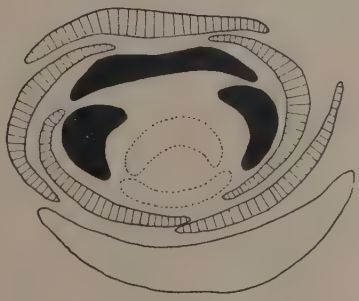
24



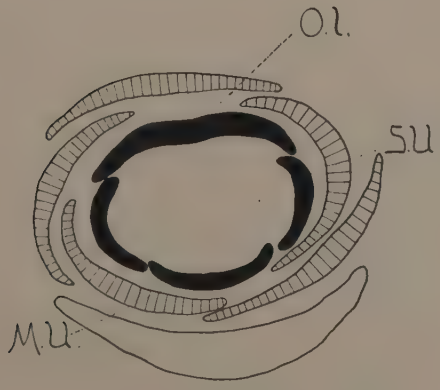
25



26

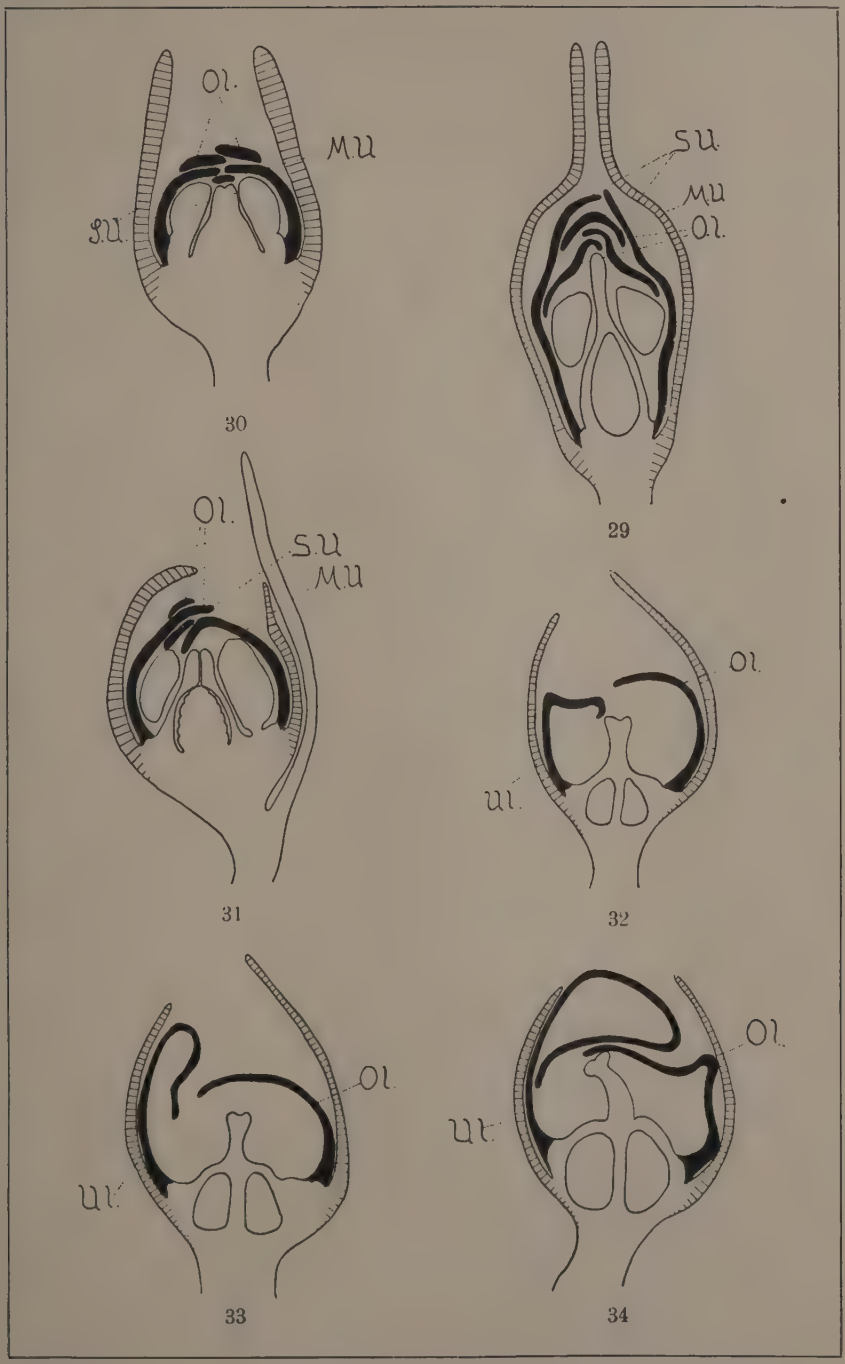


27



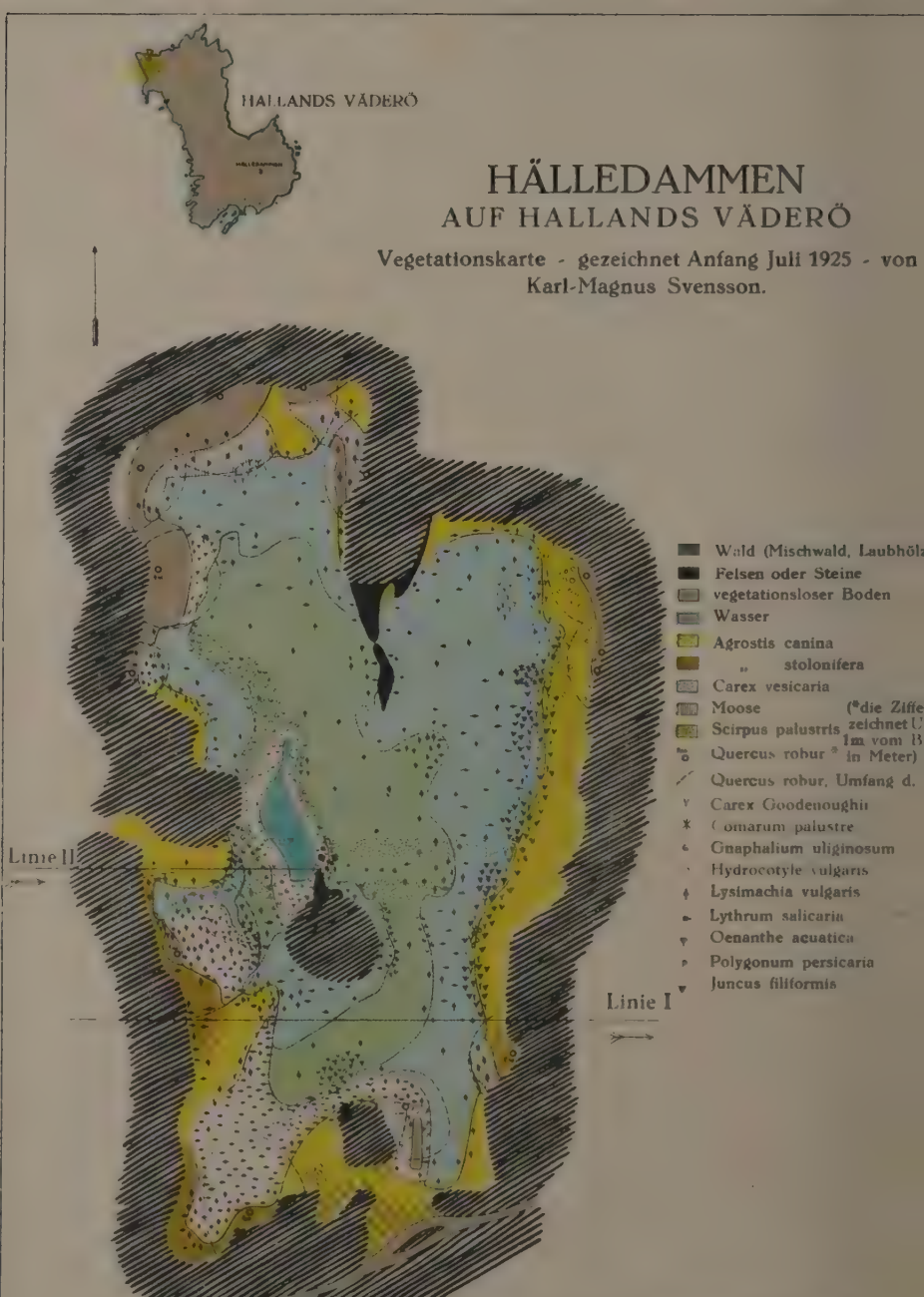
28

ischer in Jena.



J. Reinsch.

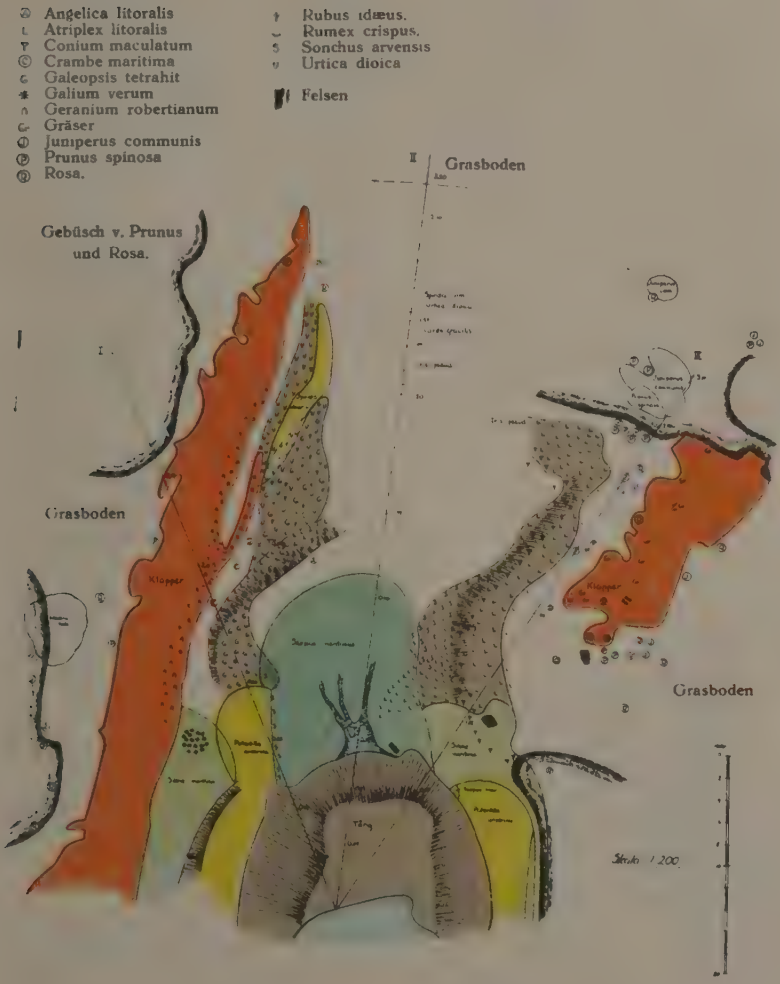
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



H. Lundegardh.

Verlag von G

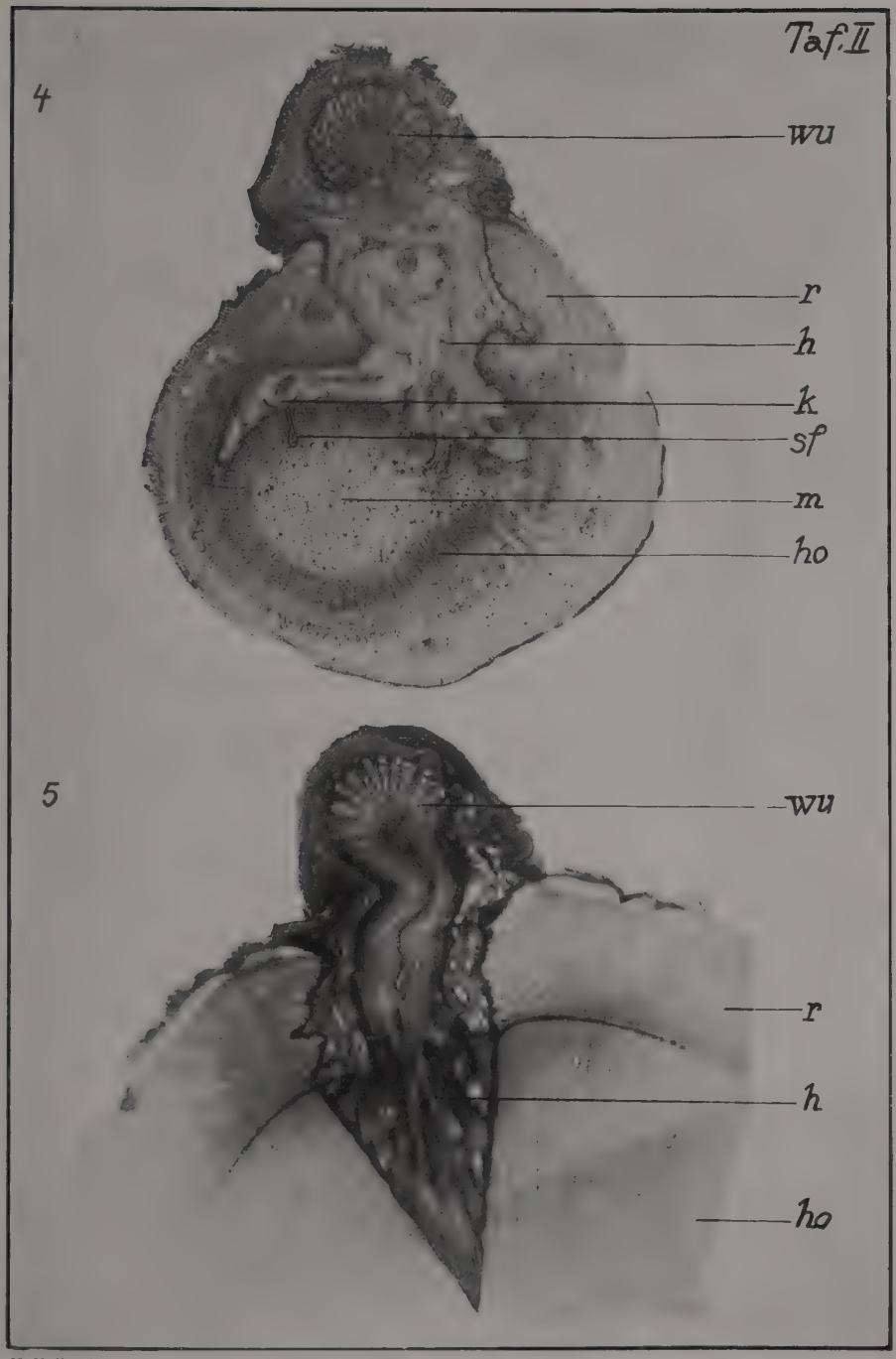
Vegetation in einer Bucht an der wenig exponierten Küste von Sandhamn auf Hallands Väderö. Juli 1925.



ischer in Jena

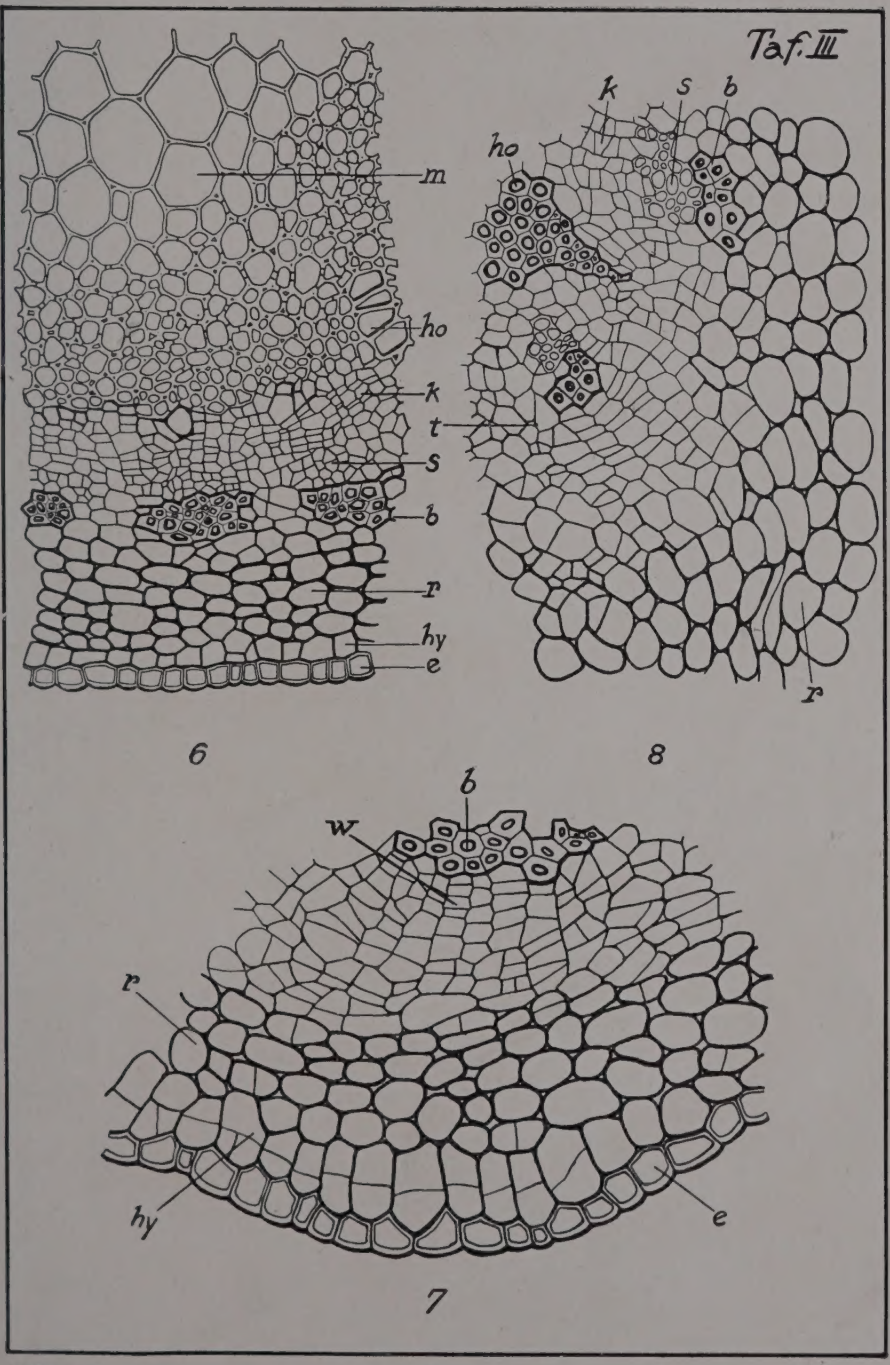
H. Heil phot.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA



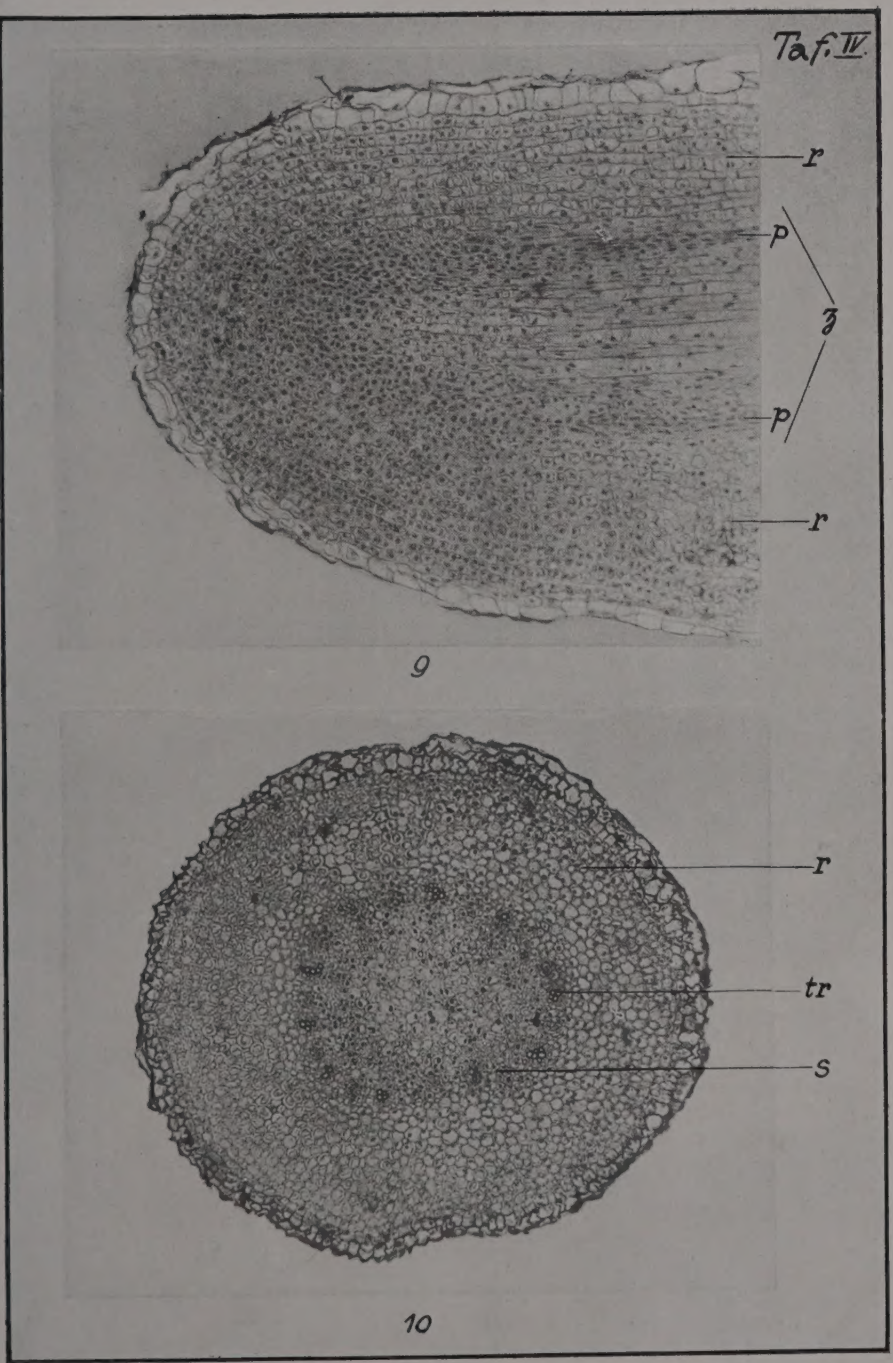
H. Heil mikrophot.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA



H. Heil gez.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA



H. Heil mikrophot.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA